Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort

Von

Engelbert Cartellieri

(Mit 20 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 9. Mai 1940)

Einleitung.

Seit Kostytschew und seine Mitarbeiter (1930) den Unterschieden im Verhalten von Pflanzen verschiedener Klimazonen am Standort nachspürten, wurde das Studium der Kohlensäureassimilation mit der Ausarbeitung geeigneter gasanalytischer Feldmethoden mehr und mehr auch ins Gelände verlegt, so daß bereits eine Reihe von Arbeiten vorliegt, die sich mit dem Kohlenstoffumsatz an verschiedenen Standorten befaßt. Es sei nur auf die Untersuchungen verwiesen, die Harder, Filzer und Lorenz (1931) in der nordafrikanischen Wüste durchführten, auf jene von Guttenberg und Buhr (1935) in der mediterranen Macchia, an Bosian's (1933) Studien an heimischen Sonnenpflanzen und Daxer's (1934) Untersuchungen an Schattenstandorten sowie auf die Arbeiten von Neuwohner (1938) und Beiler (1938) über Strand- und Dünenpflanzen. Ich selbst wandte mich, nachdem ich einige Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und die Zirbe eingehend untersucht hatte (Cartellieri, 1935), nun hochalpinen Standorten zu. Innsbruck ist ja ein außergewöhnlich geeigneter Stützpunkt für einen Vorstoß in diese Region, die ein ganz besonderes Interesse beanspruchen darf, da über deren Assimilationsökologie so gut wie nichts bekannt ist: Eine inzwischen erschienene Arbeit von Mönch (1937) befaßt sich mit Alpenpflanzen niederer Lagen und Henrici's (1918, 1921) Arbeiten liegen weit zurück.

Um die Abhängigkeit der Assimilation von den Außenfaktoren zu klären sowie um den Kohlenstoffgewinn eines Jahres zu erfassen, war es nötig, während der ganzen Vegetationsperiode möglichst oft und bei möglichst verschiedenem Wetter den Tagesgang der Assimilation zu verfolgen. War doch nach den Erfahrungen anderer Autoren damit zu rechnen, daß die Kohlendioxyd-

aufnahme je nach dem Entwicklungszustand der Pflanzen und der Blätter, noch mehr aber je nach dem Wetter der vorhergehenden Tage, auch unter gleichen Außenbedingungen sehr verschieden sein kann.

Auf eine genauere Analyse des Wasserhaushaltes, der die Assimilation maßgebend beeinflussen kann, mußte ich leider verzichten, weil es mir unmöglich war, ohne Hilfspersonen Transpiration und Assimilation gleichzeitig vorzunehmen. So müssen einige wenige Tagesgänge der Transpiration genügen. Sie reichen umso eher hin, als am Standort extreme Bedingungen wohl nur äußerst selten vorkommen. Bestimmungen des osmotischen Wertes kamen aus Materialmangel überhaupt nicht in Frage.

I. Abschnitt.

Versuchspflanzen und -stätten.

Unter den höchststeigenden Blütenpflanzen wählte ich drei Arten des feuchten Silikatschuttes, die sich wegen ihrer für hochalpine Blütenpflanzen relativ großen Blätter gut zu eignen schienen; nämlich *Ranunculus glacialis* L., *Sieversia reptans* (L.) R. Brown und *Doronicum Clusii* (All.) Tausch. Der arktisch-alpine, auf Europa beschränkte *Ranunculus glacialis* wächst nur selten unter 2000 *m*, steigt aber am höchsten unter allen Blütenpflanzen (Finsteraarhorn, 4275 *m*). Als ausgesprochener Pionier verträgt er keinen Rasenschluß. Seine etwas dicklichen, sukkulenten Blätter, die gar keine äußere Anpassung an das alpine Klima zeigen, wurden schon immer als Merkwürdigkeit beachtet. Die beiden anderen Arten steigen gleichfalls in die Nivalstufe bis über 3000 *m*, wenn auch nicht so hoch wie *Ranunculus glacialis* und gehen anderseits nirgends tief herab. *Sieversia reptans* unterschreitet kaum die 2000-*m*-Grenze, *Doronicum Clusii* wurde stellenweise noch bei 1600 *m* gefunden. Beide Arten sind auf die europäischen Gebirge beschränkt.

Zum Vergleich wollte ich auch die Assimilation einiger Besiedler des sauren Schneebodens verfolgen, jener eigenartigen, meist zwergwüchsigen Pflanzen, die unter allen Blütenpflanzen zur Vollendung ihres Lebenszykluses die kürzeste Aperzeit benötigen. Von den charakteristischen Bewohnern erwiesen sich nur *Primula glutinosa* Wulfen und *Salix herbacea* L. als halbwegs zur Untersuchung geeignet. *Primula glutinosa* wächst als Endemismus der zentralen Ostalpen zwischen 1800 und 3100 *m* Höhe; *Salix herbacea*, „der kleinste Baum der Erde“, ist zirkumpolar und in den meisten Hochgebirgen Eurasiens vertreten. Ihre

Höhengrenzen entsprechen ungefähr jenen des blauen Speiks, wenn sie auch etwas tiefer hinabsteigt.

Als Stützpunkt für meine Arbeit diente die Schutzhütte am Glungezer, dem bekannten Innsbrucker Skiberg, von dem schon zweimal der Spezialabfahrtslauf der Weltmeisterschaft startete. Die Hütte liegt 2600 *m* hoch, mehr als 600 *m* über der Waldgrenze. Sie ist von Innsbruck mit Hilfe der Patscherkofelbahn in wenigen Stunden erreichbar. Alle Arten, deren Untersuchung beabsichtigt war, finden sich reichlich in ihrer unmittel-

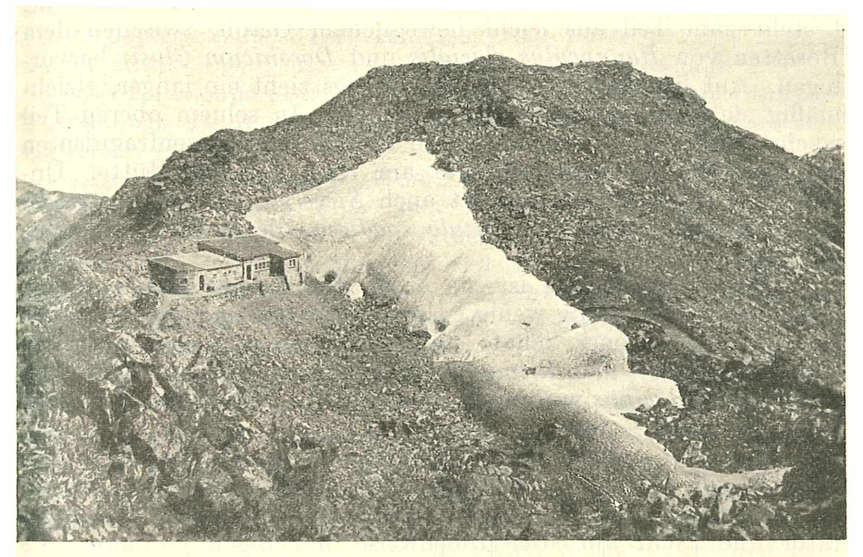


Fig. 1. Glungezerhütte mit dem Gipfel des Glungezer (2679 *m*). Aufgenommen in der ersten Julihälfte.

baren Nähe. Fig. 1 gibt einen Überblick über die Lage der Versuchsplätze. Das überall zutage tretende Gestein ist Quarzphyllit. Die Front der Hütte ist nach SW gerichtet. Am Hange, an dem sie steht, findet sich zwischen Geröll und in kleinen Felsennischen ziemlich reichlich *Doronicum Clusii* vergesellschaftet mit *Luzula spadicea*, *Chrysanthemum alpinum*, *Achillea moschata*, *Cerastium uniflorum*, *Saxifraga moschata* und *bryoides*. Der Hang endet in einer von grobem Schutt erfüllten, abflußlosen Mulde, in die zumeist unsichtbar unter Steinen das Schmelzwasser des perennierenden Schneefleckes rinnt. Ehe dieses versickert, bildet es am Grunde der Mulde eine kleine Lache, die nachts meist

verschwindet, da dann der Zufluß sehr schwach wird, wenn nicht vollständig aufhört. Hier wächst überall, wo sich zwischen den Steinen etwas Grus angesammelt hat, als Pionier sehr verstreut *Ranunculus glacialis*; dazwischen einige wenige Stücke von *Androsace alpina*. Nahezu am tiefsten Punkt der Mulde ist ein mehrere Quadratmeter großer Fleck von Grus und flachen Steinen mit *Salix herbacea* überzogen; am Rande des Salixbestandes findet sich meist zwischen Steinen hervorwachsend ziemlich reichlich *Primula glutinosa*. Der kurze, nordostexponierte Steilhang, der von der Mulde zum Joch rechts vom Schneefleck zieht, besteht zum Teil aus leicht beweglichem Geröll, zwischen dem Rosetten von *Ranunculus glacialis* und *Doronicum Clusii* hervorlugen. Auf der anderen Seite des Joches zieht ein langer, gleichmäßig südwestexponierter Hang ins Tal. In seinem oberen Teil wächst zwischen Schneeboden- und Krummseggenrasenfragmenten ein ähnliches Artengemisch wie am Hang bei der Hütte. Unmittelbar unter dem Gipfel ist auch *Sieversia reptans* vertreten. Sie wird stellenweise von *Luzula spadicea*, die dann vorherrscht, überwachsen.

Der Versuchsplatz ist, da er an der Grenze zweier Almen liegt, durch Beweidung wenig gestört. Nur hin und wieder stellen sich im Hochsommer Schafe ein, die besonders *Luzula spadicea*, *Doronicum Clusii* und *Primula glutinosa* gerne fressen. Aber auch *Ranunculus glacialis* wird nicht verschmäht. Nur *Sieversia reptans* ließen sie immer stehen.

Zu einer eingehenderen Darstellung des Klimas fehlen mir hinreichende Daten, da ich außer den zugleich mit den Assimilationsbestimmungen laufenden Beobachtungen von Lufttemperatur und Licht nur stichprobenweise Messungen vornahm. Es müssen daher einige Hinweise genügen. Das Gebiet ist seiner hochalpinen Lage entsprechend kühl und feucht. Besonders charakteristisch scheint mir, daß die Sonne in der Vegetationszeit nur höchst selten während eines ganzen Tages scheint; in den beiden Versuchsjahren (1937, 1938) waren dies insgesamt kaum zehnmal der Fall. Mitunter recht spürbare Aufwinde führen nämlich auch an sonst wolkenlosen Tagen fast regelmäßig zur Bildung von Kumuluswolken über dem Gipfel, die immer beweglich, gerade während der heißesten Zeit des Tages die Sonne nur vorübergehend freigeben. Typisch für den Standort sind auch häufige Nebel, seien es nun aufsteigende Hangnebel oder Wolken, die den Gipfel einhüllen. Ein paar hundert Meter tiefer kann es zur selben Zeit klar und sonnig sein. Die Temperatur der bodennahen Luftschicht sinkt in der Nacht fast ausnahmslos unter 5°.

Schon im Frühherbst gefriert der Boden während der Nacht häufig. Auch am Tage bleibt es meist kühl. An ausgesprochen schönen Sommertagen kann sich aber die Luftschicht knapp über dem Boden ganz beträchtlich erwärmen. Maximal maß ich mit einem Aspirationspsychrometer knapp über Feinschutt zwischen *Ranunculus* +25°, die relative Feuchtigkeit betrug 20%, die oberste Bodenschichte hatte sich auf 36° erwärmt. Noch in der zweiten Septemberhälfte erreichte die Lufttemperatur 12·5°, die der Bodenoberfläche 20°. Die Verdunstung wurde nur an einigen schönen Tagen mit einem Piche-Evaporimeter (Durchmesser der Filtrierpapierscheibe 3 *cm*) gemessen; sie blieb in der Stunde immer unter 1 cm^3, die Tagessumme betrug maximal 7·0 cm^3. So hohe Lufttemperatur und Verdunstung sind aber am Standort Ausnahmen, die immer noch weit unter den im Tal gemessenen Extremen bleiben.

Der Kohlendioxydgehalt der Luft betrug an den verschiedenen Versuchstagen knapp über dem Boden im Tagesdurchschnitt zwischen 0·367 und 0·395 *mg/l*, gegenüber einem Durchschnitt von rund 0·57 *mg/l* auf Meeresniveau (Lundegardh, 1930). Als Extreme maß ich am Glungezer 0·30, bzw. 0·445 *mg/l*. In der Zwergstrauchheide am Patscherkofel mit durchschnittlich etwas höherer Kohlendioxydkonzentration waren Mindest- und Höchstwert 0·30 und 0·51 *mg/l* (Cartellieri, 1935). Ich gebe diese Zahlen an, weil Mönch (1937) am Schachen einen ganz unwahrscheinlich größeren Spielraum von etwa 0·1 bis 0·9 *mg/l* gefunden zu haben glaubt (Fig. 9, 11, 14 und 16 bei Mönch). Auch die kurzfristigen Schwankungen der Kohlendioxydkonzentration waren an meinem Versuchsplatz nie auch nur annähernd so stark, wie sie von Mönch für den Schachen angegeben werden. Auf den Einwand Mönch's, die Schwankungen wären mir am Patscherkofel wegen der größeren Meßintervalle entgangen, habe ich dort noch nachträglich die Änderungen des Kohlendioxydgehaltes der Luft an mehreren Tagen in kurz aufeinanderfolgenden Bestimmungen verfolgt. Die Schwankungen wurden deshalb nicht größer.

Die reichlichen Niederschläge fallen auch im Sommer gar nicht selten als Schnee. Er schmilzt aber zu dieser Jahreszeit meist rasch ab. Immerhin war in der ersten Julihälfte beider Versuchsjahre drei Tage lang eine geschlossene Schneedecke vorhanden. In der zweiten Augusthälfte blieb der Schnee in beiden Sommern eine Woche und länger liegen. Mitte September fiel im Jahre 1937 über 1 *m* Neuschnee, der selbst an den südexponierten Hängen erst nach 14 Tagen verschwand; geschützte Teile der Mulde aperten nicht mehr. Auch in der ersten September-

hälfte des folgenden Jahres hielt die Schneedecke länger als eine Woche an. Im Spätherbst können Südhänge lange schneefrei bleiben, da zu dieser Jahreszeit die Niederschläge bei klarem, oft föhnigem Wetter häufig nur gering sind. Im Winter sind die Wuchsorte aller meiner Versuchspflanzen auch während der schweren Föhnstürme, die hin und wieder über den Gipfel wehen, immer von Schnee bedeckt. Selbst Mitte Juni fand ich die meisten Pflanzen noch unter Schnee. Anfang Juli war er in beiden Jahren bis auf einen Streifen, der vom übersommernden Schneefleck in die Mulde zieht, abgeschmolzen (Fig. 1).

Die Vegetationsperiode beginnt demnach in der zweiten Junihälfte. Anfang Juli fand ich meine Versuchspflanzen mit vollentwickelten Blättern vor. Noch in der ersten Hälfte des Monats blühte *Sieversia reptans*, *Ranunculus glacialis*, *Primula glutinosa* und *Salix herbacea*, *Doronicum Clusii* folgte etwas später. Ende August begann *Primula glutinosa* und jene Stücke von *Doronicum Clusii*, die zuerst ausgetrieben hatten, schon wieder einzuziehen; es vergilbten die zuerst entwickelten Blätter von *Sieversia reptans*, die bis in den Hochsommer hinein austreibt. In der zweiten Septemberhälfte waren von den ersten beiden Arten, wie auch von *Ranunculus glacialis* kaum noch frisch grüne Blätter auffindbar. Anfang Oktober vergilbten auch die letzten. Nur wenig länger blieb *Sieversia* frisch.

Die Vegetationszeit dauert also etwa von der zweiten Junihälfte bis Ende September, das sind rund drei Monate, wobei im allgemeinen Exemplare, die früh austreiben, auch früh wieder einziehen und umgekehrt. Wegen der vorübergehenden sommerlichen Schneebedeckung stehen den Pflanzen auch diese drei Monate nicht voll zur Assimilation zur Verfügung. Sie genügen aber zur vollen Entwicklung und zur Erzeugung reifer Samen.

II. Abschnitt.

Methodisches.

Die Assimilation wurde am Standort an Blättern, die möglichst unverändert in ihrer Lage belassen wurden, bestimmt. Bei *Ranunculus glacialis*, *Sieversia reptans* und *Doronicum Clusii* benützte ich jeweils nur ein Blatt, bei *Salix herbacea* ein Sprößchen mit wenigen Blättern, bei *Primula glutinosa* eine Blattrosette; so konnte ein großer toter Raum im Rezipienten vermieden werden. Als solche dienten bei *Sieversia reptans* und *Doronicum Clusii* geblasene, flache Cuvetten mit breiter Öffnung, wie sie schon Schoder (1932) angewendet [illegible] abgebildet hat; bei den anderen

Arten Kristallisierschalen aus möglichst schlierenfreiem Glas. Eine Glasplatte mit einem bis in die Mitte reichenden Schlitz schloß die Pflanze gegen den Boden ab. Der Stiel des zu untersuchenden Blattes, bzw. die Basis der Rosette wurde vor Beginn der Versuchsreihe mit Watte und Plastelin in den Schlitz eingedichtet. Zur Bestimmung stülpte ich die Kristallisierschale über die Blätter und dichtete sie mit Plastelin auf die Glasplatte, so daß eine geschlossene Kammer entstand. Der Luftstrom trat durch eine Ausnehmung am Rande der Kristallisierschale, also knapp über dem Boden in die Kammer ein und wurde an der diagonal gegenüberliegenden Seite durch eine Bohrung abgesaugt. Als Aspiration dienten zwei Glasflaschen von genau gleichem Volumen (2·8 oder 5·5 *l*); die eine saugte Luft durch die Assimilationskammer, die andere diente für die jedesmal parallel laufende Bestimmung des CO_2-Gehaltes der Luft. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug zwischen 28 und 55 *l* in der Stunde.

Zur Absorption und Titration der Kohlensäure diente die Apparatur nach Holdheide, Huber und Stocker (1936). Als Absorptionsgefäß benützte ich im Jahre 1937 das alte, im folgenden Jahre das neue Feldmodell. Die Einwände von Beiler und Schratz (1937) gegen das alte Modell sind berechtigt, insofern der Fehler, der durch die Beweglichkeit der Elektroden entstehen kann, recht unangenehm zu werden vermag; er läßt sich aber durch sorgfältiges Zentrieren der Elektroden und vorsichtiges Arbeiten nahezu vollständig vermeiden. So gelang es mir, die von Holdheide, Huber und Stocker (1936) angegebene Genauigkeit auch beim Arbeiten am Versuchsplatz nahezu zu erreichen; nur unter besonders ungünstigen Bedingungen, z. B. bei sehr starken und dabei raschen Schwankungen der Lufttemperatur wurde der maximale Fehler stark überschritten. Die Genauigkeit der Einzelbestimmung war aber für meine Zwecke trotzdem nicht ganz hinreichend. Wird doch bei meiner Versuchsanordnung während einer Bestimmung von der Pflanze im Durchschnitt etwa 0·12 *mg* CO_2 aufgenommen, wobei der Fehler ±0·06 *mg* beträgt. Bei gröberen Fehlern kann man allerdings mit großer Wahrscheinlichkeit damit rechnen, daß innerhalb einer Reihe von Bestimmungen auf einen zu großen Wert ein zu kleiner folgt; dies wird allerdings nur dann richtig aufscheinen, wenn man an einem Tag bloß eine Art untersucht und die Bestimmungen möglichst dicht legt. Die Kurve des Tagesganges der Assimilation kann dann zwar schon infolge der Ungenauigkeit der einzelnen Bestimmung recht zackig werden — das starke Auf und Ab der Assimilationskurve vom 21. IX. (Fig. 6) liegt z. B. noch innerhalb

der Fehlergrenze der Apparatur —, der Tagesgang wird aber im ganzen und großen richtig sein. Arbeitet man aber an einem Tag gleichzeitig mit mehreren Arten, so wird bei starker Streuung der zu hohe Wert in einer anderen Kurve aufscheinen als der zu tiefe; überdies kann man für jede Art nur wenige Kurvenpunkte festlegen. Es besteht daher Gefahr, zu ganz falschen Vorstellungen zu gelangen. Ich fürchte, daß bei den Arbeiten von Mönch (1937) auf diese Weise mancher Fehler unterlaufen ist. Ein zweiter Grund, an einem Tag nur eine Art zu untersuchen, liegt in der Angabe von Stocker, Rehm und Paetzold (1938), daß die Assimilation innerhalb kurzer Zeit sehr stark schwanken kann, daß also kurzfristige Bestimmungen, nur wenn sie dicht aufeinanderfolgen, ein richtiges Bild vom Tagesgang der Assimilation zu geben vermögen.

Um die natürlichen Bedingungen durch allzu häufiges Einschließen in den Rezipienten nicht zu stark zu stören, aber auch um einigermaßen eine Gewähr dafür zu haben, daß die gefundene Assimilation nicht nur für das gerade bearbeitete Blatt gilt, sondern einem Durchschnitt entspricht, nahm ich an einem Versuchstag meist zwei bis drei Blätter vor, die bald demselben, bald verschiedenen Individuen angehörten. Mehr Blätter am selben Tage zu benützen, war gewöhnlich gar nicht möglich, da nur selten mehr geeignete Blätter im Bereich der Apparatur vorhanden waren; es scheint mir aber auch gar nicht zweckmäßig zu sein, täglich mit mehreren Blättern zu arbeiten, da sonst individuelle Verschiedenheiten der Blätter im (nur durch die Ungenauigkeit der einzelnen Assimilationsraten bedingten) Auf und Ab der Tageskurve nicht mehr zu erkennen sind. Die kurzfristigen Schwankungen der Assimilation, die schon im Bestimmungsfehler untergehen dürften, werden allerdings durch das Wechseln der Blätter vollständig verwischt.

Zum Versuch waren die Blätter, die Vorperiode eingerechnet, 3½ bis 10 Minuten in der Assimilationskammer eingeschlossen. In der Sonne wählte ich die Versuchszeit, um Störungen zu vermeiden, möglichst kurz und nahm lieber die Ungenauigkeit der einzelnen Bestimmung in Kauf. Die Bestimmungen folgten in 15 bis 20 Minuten Abstand aufeinander. Von Bestimmung zu Bestimmung wechselte ich das Blatt, das also vor jeder Bestimmung mindestens 25 Minuten außerhalb der Kammer war. Diese lag in den Pausen im Schatten.

Die Lichtintensität wurde mit dem von Volk (1934) empfohlenen Photometer nach Lange mit Platinopalglasfilter 1 : 100 gemessen. Das Instrument ist in deutsche „Lux“ geeicht; doch

haben schon Walter und Steiner (1936) darauf hingewiesen, daß bei hohen Lichtintensitäten verschiedene Instrumente nicht dieselbe Lichtmenge anzeigen, ihre Angaben also nicht unmittelbar vergleichbar sind. Mein Instrument zeigte am Standort nur ganz ausnahmsweise über 100.000 „Lux"; während meiner zahlreichen Assimilationsbestimmungen war es nicht einmal der Fall. Man kann demnach 100.000 „Lux" als maximale Lichtintensität des Standortes nehmen. 1000 „Lux" entsprechen also einem Prozent des maximalen Standortlichtes. Genau genommen sind freilich die Angaben der Lichtintensität auch relativ nicht ganz richtig, da Photozellen nicht für alle Wellenlängen gleich empfindlich sind — die maximale Empfindlichkeit liegt im Rot — und die Zusammensetzung des Lichtes sich je nach Bewölkung und Sonnenstand ändert.

Während einer Bestimmung lag die Photozelle im allgemeinen horizontal neben dem Blatt, dessen Assimilation gerade gemessen wurde. Nur wenn ein Großteil der Fläche des gerade untersuchten Blattes wesentlich anders exponiert war, wurde die Photozelle in die Lage des Blattes gebracht. Häufig schwankte die Lichtintensität während einer Bestimmung mehr oder weniger stark, da wandernde Wolken in geringer Höhe über dem Gipfel lagen. Ich zog dann ganz annähernd das Mittel und ich gebe später nur dieses an.

Die Lufttemperatur wurde an einem frei exponierten Thermometer abgelesen, was natürlich nur als Notbehelf gewertet werden kann. Doch ergaben Stichproben mit einem Aspirationspsychrometer höchstens einige wenige Grade tiefere Werte. Bei *Sieversia reptans* und *Doronicum Clusii* bestimmte ich auch, soweit dies eben mit einem Quecksilberthermometer möglich ist, die Kammertemperatur. Bei den anderen Arten, deren Blätter in Kristallsierschalen eingeschlossen wurden, war dies nicht durchführbar. Als Ersatz gebe ich die Temperatur einer gleichbehandelten Kammer mit ruhiger Luft wieder. Zur Ermittlung der Blattemperatur, die für die Physiologie der Assimilation allein maßgebend ist, fehlten mir geeignete Instrumente.

Transpiration und Evaporation ermittelte ich nach der Stocker'schen Feldmethode. Zur Bestimmung des Sättigungsdefizites ließ ich Blätter, die zur Transpirationsbestimmung benützt worden waren, durch 24 Stunden in einer feuchten Kammer Wasser aufnehmen.

Die Assimilation gebe ich, wenn nichts anderes vermerkt ist, in mg/dm^2 und Minute (nur eine Seite des Blattes berücksichtigt), die Transpiration in mg/g Blattfrischgewicht und Minute, die Evaporation absolut in mg für 10 Minuten an.

III. Abschnitt.

Die Transpiration.

In der Nähe der Hütte findet sich kein Platz, an den Individuen aller Arten, deren Assimilation untersucht wurde, so nahe beieinander wachsen, daß ihre Wasserabgabe am selben Tage verfolgt werden kann. Ich beschränkte mich deshalb auf die drei Arten des Silikatschuttes, die mehrfach im Umkreis von ein paar Schritten in hinreichender Menge beisammen stehen.

Am Hauptversuchstag, dem 26. VII. 1938, arbeitete ich am westexponierten Hang knapp unter dem Gipfel. Der Tag

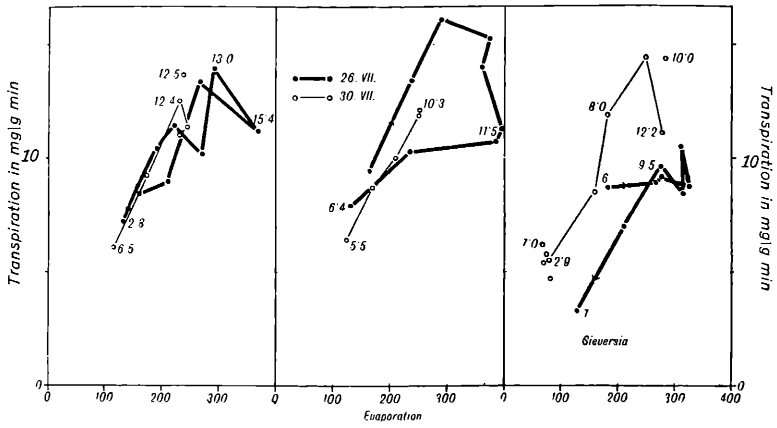


Fig. 2. Transpiration (in *mg/g.min*) in Abhängigkeit von der Evaporation (in *mg*/10 Min. absolut) an einem wolkenlosen (26. VII.) und einem zeitweise trüben Tag (30. VII.). An diesem sind nur jene Werte miteinander verbunden, die bestimmt wurden, ehe die Pflanzen zum ersten Male in den Schatten kamen. Die Zahlen geben die den betreffenden Punkten zugeordneten Sättigungsdefizite in Prozenten des Sättigungswassergehaltes an.

war wolkenlos, extrem heiß und trocken. Trotzdem war der Boden, wie dies hier ja Regel ist, noch am Abend bis knapp unterhalb der Oberfläche gut durchfeuchtet. Am Morgen lag starker Tau, der erst nach Sonnenaufgang ganz allmählich verschwand. Die Sonne erreichte, über dem Gipfel des Glungezer aufgehend, die Versuchspflanzen erst zwischen 8h und 9h und schien dann ununterbrochen bis zum Untergang am Horizont. Am späten Vormittag kam ein leichter Wind auf, der bis gegen Abend anhielt, wodurch nach allen Erfahrungen die Evaporation stärker als die Transpiration erhöht wird. Diese nahm bei *Doronicum Clusii*

und *Ranunculus glacialis* (Fig. 2 und 3) am Vormittag zunächst linear mit der Evaporation zu; der Quotient *T/E* ist zu dieser Tageszeit annähernd konstant, wie dies bei genügend durchfeuchtetem Boden und nicht zu starker Verdunstung bei zahlreichen Arten gefunden wurde (Pisek und Cartellieri, 1931 bis 1939; Bosian, 1933; Müller-Stoll, 1935). Um die Mittagszeit

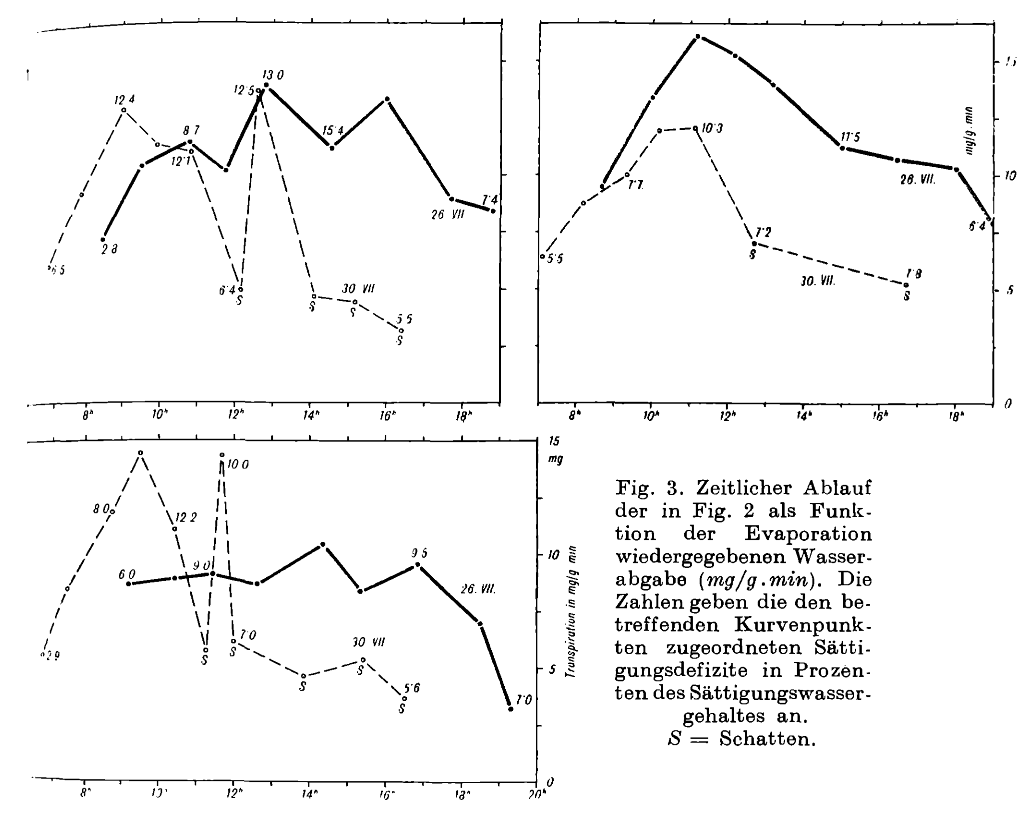


Fig. 3. Zeitlicher Ablauf der in Fig. 2 als Funktion der Evaporation wiedergegebenen Wasserabgabe (*mg/g.min*). Die Zahlen geben die den betreffenden Kurvenpunkten zugeordneten Sättigungsdefizite in Prozenten des Sättigungswassergehaltes an. *S* = Schatten.

blieb die Wasserabgabe beider Arten unter dem der Verdunstung entsprechendem Betrag. Bei *Doronicum Clusii* stieg sie bald nachher wieder etwas an, um später bei immer noch steigender Verdunstung zeitweilig noch stärker eingeschränkt zu werden. Die Transpiration von *Ranunculus glacialis* nahm nachmittags energischer und anhaltender ab wie die von *Doronicum Clusii*. Gegen Abend kehren mit sinkender Verdunstung die Kurven ...richtung zurück (Fig. 2);

die letzten Werte fallen in den gerade aufsteigenden Teil der Kurve, die Pflanzen transpirierten wie am Morgen. Das Verhalten von *Sieversia reptans* liegt nicht so klar. Ein mit der Evaporation linear ansteigender Kurventeil fehlt hier; der Quotient T/E ist beim ersten Kurvenpunkt deutlich größer als bei allen folgenden (Fig. 2). Da sich dieser Punkt an den geraden Teil der später zu besprechenden Kurve vom 30. VII. anlehnt, ist aber wohl der Schluß erlaubt, daß die Transpiration von *Sievesia reptans* vor 9^h (Verdunstung 180) in ähnlicher Weise wie am 30. VII. mit der Evaporation anstieg und daß hiemit der erste Kurvenpunkt allein im gerade ansteigenden Kurventeil liegt. *Sieversia reptans* hat demnach an diesem außergewöhnlich heißen Tage nur am Morgen voll transpiriert, dann aber den Wasserverbrauch dauernd gedrosselt.

Um den proportional der Evaporation aufsteigenden Anfang der Kurve besser festzulegen, nahm ich die drei Arten am 30. VII. 1938 an einem anderen Standort noch einmal vor, an dem sie schon vom frühen Morgen an besonnt wurden (Fig. 2 und 3). Am geeignetsten schien mir hiezu ein kurzer, etwa 60° geneigter, nordostexponierter Steilhang am Joch hinter der Hütte. *Sieversia reptans* und *Doronicum Clusii* stehen hier in Nischen unter überhängenden Felsen, *Ranunculus glacialis* in vereinzelten Exemplaren in einer steilen Schuttrinne. Alle Individuen kommen schon um die Mittagszeit dauernd in den Schatten der Felsen. Am Versuchstag bildeten sich am späten Vormittag über dem Gipfel Wolken, die den Platz meist beschatteten. Die Transpiration von *Doronicum Clusii* und *Ranunculus glacialis* stieg, obwohl ich nicht nur mit anderen Individuen, sondern sogar an einem ganz anderen Standort arbeitete, am Vormittag annähernd in gleicher Weise mit der Verdunstung an wie am 26. VII.; wie erwähnt, dürfte dies auch bei *Sieversia reptans* der Fall gewesen sein (Fig. 2). Bei dieser Art, die am 26. VII. ihre Wasserabgabe am stärksten gedrosselt hatte, kam es auch diesmal, noch ehe die Sonne von Wolken verdeckt wurde, zu einer deutlichen Einschränkung, bei *Doronicum Clusii* ist sie nur angedeutet, bei *Ranunculus glacialis* fehlt sie ganz. Im Schatten der Wolken sank mit der Evaporation die Transpiration sehr stark. Alle drei Arten verbrauchten aber etwas, wenn auch nur unbedeutend, mehr Wasser, als bei gleicher Scheibenverdunstung in der Sonne zu erwarten gewesen wäre; eine Tatsache, die wir auch bei einer Reihe von Schattenpflanzen und bei Bäumen feststellen konnten (Pisek und Cartellieri, 1932, 1939). Als die Sonne nochmals für einige Zeit *Doronicum Clusii* und *Sieversia reptans* erreicht

mit der Evaparation stark empor. Sie stieg höher, als sie bei gleicher Evaporation früher gewesen war, ehe die Pflanzen in den Schatten kamen. Sie hatten sich im Schatten erholt, wie das Sättigungsdefizit der Blätter beweist.

Dieses lag am Morgen zur Zeit der ersten Transpirationsbestimmung zwischen 2·9 und 6·5% und stieg bei *Ranunculus glacialis* auf 10·3%, bei *Doronicum Clusii* auf 12·4%, ohne daß die Transpiration zurückging, während *Sieveria reptans* ihre Wasserabgabe zwischen 8 und 12% Defizit zu drosseln begann. Defizite über 12·5% scheint auch *Doronicum Clusii* zu vermeiden; denn die Transpiration stieg trotz zunehmender Verdunstung nicht mehr an, so daß das Defizit ungefähr konstant blieb. In den Schatten gekommen, nahmen alle drei Arten sogar um die Mittagszeit mehr Wasser auf, als sie durch Transpiration verloren, das Defizit sank, um in der Sonne gleich wieder zu steigen. Die Defizite des 26. VII. reihen sich gut in die des soeben besprochenen Tages. Bei gehemmter Transpiration maß ich bei *Doronicum Clusii* maximal 15·4%, bei *Ranunculus glacialis* 11·5%, bei *Sieversia reptans* 9·5%. Am späteren Nachmittag vermochten alle drei Arten ihren Wasservorrat zum Teil wieder aufzufüllen. *Doronicum Clusii* und *Ranunculus reptans* transpirierten dann auch wieder mit Rücksicht auf die Evaporation wie am Morgen.

Defizite von 9 bis 13%, bei welchen die drei Arten ihren Wasserverbrauch herabsetzten, sind keineswegs besonders erheblich. An sonnigen Standorten des Tales werden sie auch bei feuchtem Boden sehr häufig überschritten (Schanderl, 1930; Müller-Stoll, 1935; Härtel, 1936), ohne daß hiedurch der Wasserverbrauch beeinflußt werden muß. Müller-Stoll führt sogar einige Arten an, die Defizite über 25% auf sich nehmen, ohne die Wasserabgabe zu drosseln. Die Kräuter der alpinen Silikatschutthalden sind demnach in ihrer Wassergebarung relativ vorsichtig; besonders *Sieversia reptans*, die am 26. VII. bei geringstem Defizit am frühesten, stärksten und längsten einschränkte und auch am 30. VII. am deutlichsten reagierte. Bei ihr wird um die Mittagszeit an schönen warmen Tagen am ehesten mit Spaltenschluß zu rechnen sein.

Infolgedessen ist auch der Wasserverbrauch von *Sieversia reptans* am sonnigen 26. VII. geringer als der von *Doronicum Clusii* und *Ranunculus glacialis* (Tabelle 1). Der Verbrauch der drei Arten an diesem extrem warmen Tag liegt mit 5·5 bis 7·5 *g/g* Frischgewicht im mittleren Bereich der von anderen Standorten bekannten Größen. Er kann für meine Arten wohl als maximal angesehen werden, da hier im Hochgebirge die Evaporation im

Schatten immer so gering bleibt, daß die Transpiration untertags wohl kaum je die gleiche Intensität wie in der Sonne erreicht. So ist schon am, nur zeitweise schattigen, 30. VII. der Wasserverbrauch aller drei Arten deutlich kleiner als am Sonnentag. Alle drei Arten gaben ungefähr gleich viel Wasser ab, da auch *Sieversia reptans* die Transpiration nicht stark bremste.

Tabelle 1.

Wasserverbrauch in *g/g* Frischgewicht.

	Doronicum Clusii	*Ranunculus glacialis*	*Sieversia reptans*
26. VII. 9—19h	6·6	7·5	5·5
30. VII. 7—17h	4·8	4·9	4·6

Von den beiden Arten des Schneetälchens, *Primula glutinosa* und *Salix herbacea*, liegen nur einige Transpirationsmessungen von Berger-Landefeldt (1936) vor. Soviel man aus seiner Darstellung entnehmen kann, dürfte sich ihr Wasserverbrauch pro *g* Frischgewicht im Laufe eines Tages im Bereich von jenem der drei Arten des Silikatschuttes bewegen.

IV. Abschnitt.

Die Assimilationsintensität in Abhängigkeit von den Außenbedingungen.

1. Tagesgang.

Ranunculus glacialis.

Zunächst seien ein paar vorwiegend trübe Tage besprochen, wie sie am Versuchsplatz außerordentlich häufig sind. Die Kurve des 16. VII. 1938 (Fig. 4, oben) stammt von frisch grünen, lang gestielten Blättern, die zwischen beweglichem Geröll hervorlugten. Der Morgen des Versuchstages war fast wolkenlos; bald nach Sonnenaufgang bildeten sich über allen Gipfeln Wolkenbänke, die sich rasch vergrößerten. Schon um 6h30 erschien der Himmel vom Arbeitsplatz aus völlig bewölkt. Der Gipfel des Glungezer geriet zeitweise in Nebel, der knapp oberhalb des Versuchsplatzes hinwegtrieb; nur hin und wieder war die Sonne durch die Wolken zu erkennen, ein Wetterbild, das am Standort sehr häufig ist. Am Nachmittag schien es einige Zeit, als ob es aufklären wollte, doch bald zwang ein anziehendes Gewitter zum Abbruch der

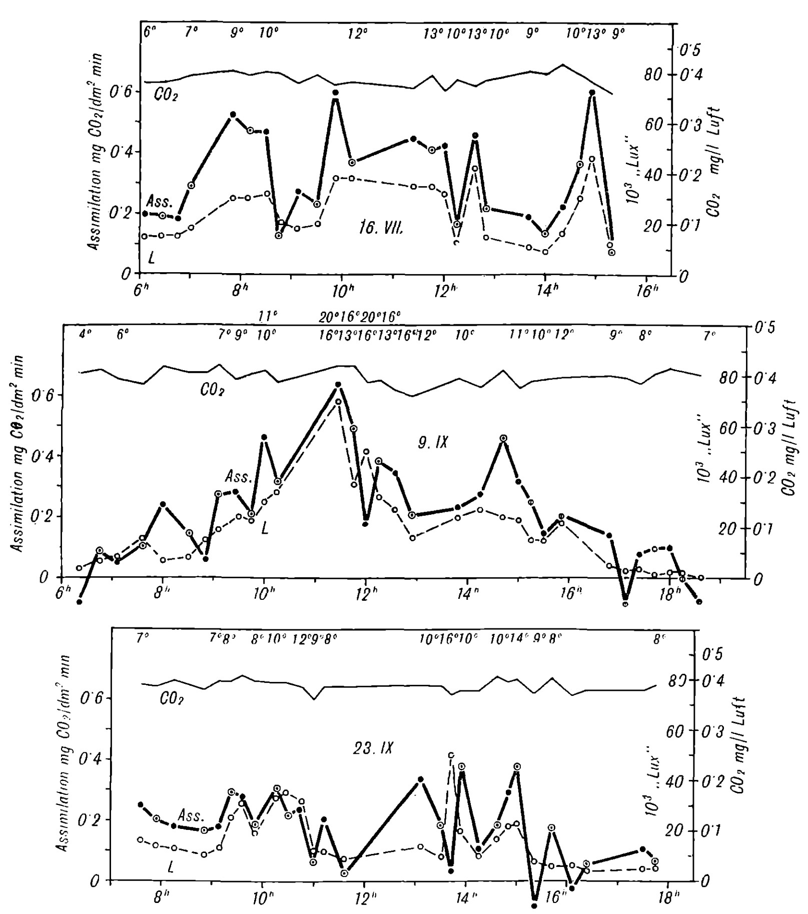


Fig. 4. Verlauf der Assimilation von *Ranunculus glacialis* an einigen vorwiegend trüben Tagen.

Ass. = Assimilation in *mg/dm².min*.
Verschieden gezeichnete Kurvenpunkte kennzeichnen verschiedene Blätter.

L = Licht in 1000 „Lux".

CO_2 = Kohlendioxydgehalt der Luft in *mg/l*.

Die Lufttemperatur ist unterhalb, die Kammertemperatur oberhalb der oberen Begrenzungslinien der Einzelfiguren eingetragen.

Versuche. Infolge der dichten schweren Wolkendecke blieb das Licht nahezu während des ganzen Tages unter 40.000 „Lux", besonders starke Nebel drückten es mehrmals bis unter

20.000 „Lux", am frühen Nachmittag sogar bis auf 10.000 „Lux" herab. Die Schwankungen des Lichtes waren für die Assimilation von ausschlaggebender Bedeutung. Zeigt doch ein Blick auf Fig. 4, oben, daß die CO_2-Aufnahme im wesentlichen dem Lichte folgt. Sowohl die Delle um 9^h als auch die Spitzen um 12^h30 und 15^h sind durch das Licht bedingt. Wie sehr die Assimilationsintensität während des ganzen Tages von der Helligkeit gesteuert wurde, ist noch deutlicher aus Fig. 13, links, zu ersehen, in der sie als Funktion des Lichtes dargestellt ist. Berücksichtigt man die geringe Genauigkeit der Einzelbestimmungen, so kann man sagen, die Kohlendioxydaufnahme war an diesem Tage nahezu immer, mindestens aber bis 30.000 „Lux" dem Lichte proportional.

Ähnlich war es an anderen trüben Tagen. Am 30. und 31. VIII. 1937 arbeitete ich am Grunde der Mulde mit zwei ziemlich alten Blättern. Sie waren zwar an den Versuchstagen noch frisch grün, begannen aber schon nach 1½ Wochen leicht gelblich zu werden. An beiden Tagen lag fast ununterbrochen dichter, nässender Nebel, der höchstens ein paar Meter über dem Boden freigab. Die Sonnenscheibe war nur ganz vorübergehend sichtbar. Gegen Mittag wurde die Bewölkung immer dichter, das Licht sank unter 10.000 „Lux"; zeitweise regnete es. Die Lufttemperatur schwankte am 30. VII. meist zwischen 7° und 8° (Extreme 5 bis 10°), nachdem sie in der vorhergehenden Nacht bis auf —1·5° gesunken war. Am 31. VII. lag sie bei 5° (3·5 bis 6·5°). Die Assimilationsraten beider Tage sind in Fig. 13, links, eingetragen. Wir finden im ganzen und großen, wenn auch einige Werte ohne ersichtlichen Grund stark aus der Reihe fallen, die gleiche Abhängigkeit des Kohlendioxydumsatzes vom Licht wie am 16. VII.

An derselben Stelle untersuchte ich den Gletscherhahnenfuß am 9. IX. noch einmal, unmittelbar bevor er hier dauernd unter Schnee kam (Fig. 4, Mitte). Der Tag war stark bewölkt, aber nebelfrei. Mittags kam die Sonne hin und wieder für ganz kurze Zeit zwischen den Wolken hervor. Die Assimilationskurve steigt am Vormittag mit dem Lichte allmählich an — die Schwankungen liegen weit innerhalb der Fehlergrenze — und erreicht mittags mit dem Lichte ihren Höchstwert. Nach einer Unregelmäßigkeit um 12^h fällt sie nachmittags mit einer Unterbrechung um 14^h45, die wohl kaum in der gleichzeitigen Erhöhung des Kohlendioxydgehaltes der Luft begründet ist, allmählich bis zum Abend ab. Der Versuch, festzustellen, wann die Assimilation durch die Atmung kompensiert wird, ist nicht eindeutig gelungen; jedenfalls war der Stoffgewinn nach 17^h bei einer Lichtintensität von 4000 bis 300 „Lux" sehr klein. Stellt man die Assimilation in

Abhängigkeit vom Lichte dar (Fig. 13, rechts), so ergibt sich ein ähnliches Bild, wie wir es von Fig. 13, links, kennen. Die Werte bei starkem Licht liegen allerdings zumeist etwas tiefer als damals; die Blätter vermochten bereits Lichtintensitäten unter 30.000 „Lux" nicht so gut auszunutzen.

Im Jahre 1938 konnte ich *Ranunculus* noch später im Herbst, am 23. IX., vornehmen (Fig. 4, unten, und Fig. 13, rechts). Ich fand im weiten Umkreis gerade noch die eine grüne Pflanze. Der CO_2-Umsatz stieg nur bis etwa 20.000 „Lux" linear mit dem Lichte an.[1] Die größere Helligkeit zwischen 9^h15 und 11^h10 vermochte ihn nicht mehr zu steigern; wie wir sehen werden, vielleicht eine Folge der späten Jahreszeit. Das Wetter war an diesem Tage gut. Die Sonne stak aber fast ununterbrochen hinter Schönwetterwolken, so daß das Licht dauernd gering blieb.

Nun ein paar vorwiegend sonnige Tage. Am 23. VII. 1938 (Fig. 5, oben) war es am Morgen wolkenlos; während der ersten Bestimmungen viel noch reichlich Tau. Untertags entstanden wie gewöhnlich über dem Gipfel Kumuluswolken, die besonders nachmittags die Sonne hin und wieder verdeckten. Die Lufttemperatur stieg ungewöhnlich hoch. Die Assimilation wurde am Morgen durch das schwache Licht begrenzt. Sobald die Sonne die Blätter erreichte, nahm sie mit einem Ruck zu und blieb dann während des ganzen Tages, obwohl die Helligkeit mehrmals wechselte, mit einer Schwankung um 11^h ungefähr gleich, bis am Abend dichtere Wolken die Sonne stark verdunkelten. Wie sich aus Fig. 14, links, ergibt, folgte der Co_2-Umsatz auch an diesem vorwiegend heiteren Tage bis etwa 20.000 „Lux" dem Lichte linear. Bei höheren Lichtintensitäten nahm er wesentlich langsamer zu. Die Blätter nahmen im vollen Sonnenlicht nicht mehr Kohlensäure auf als bei etwa 25.000 bis 30.000 „Lux" an den besprochenen trüben Sommertagen.

In Fig. 14, links, sind auch die Assimilationsraten eines zweiten Versuchstages, des 14. VII. 1938, eingetragen. Die untersuchten Pflanzen standen unmittelbar neben den am 16. VII. bearbeiteten Stücken. Der Morgen des 14. VII. war so kalt, daß der Tau bei jeder Erschütterung gefror. Auch untertags blieb es viel kühler als am eben besprochenen 23. VII. (Maximum 17°). Vormittags schien lange Zeit die Sonne, das Licht sank bis 14^h40 nie unter 40.000 „Lux". Später war die Sonne immer so stark verdeckt, daß sie keinen Schatten warf. Die Assimilation wurde

[1] Die drei Werte über 0·3 *mg/dm² min* zwischen 14.000 und 23.000 „Lux" sind wahrscheinlich zu hoch, da jedem von ihnen ein zu tiefer Wert benachbart ist, was auf einen Bestimmungsfehler hinweist.

im ganzen und großen in ähnlicher Weise vom Lichte gesteuert wie am 23. VII. Bei starkem Licht mag etwas mehr Kohlendioxyd aufgenommen worden sein als damals, was man auf die um volle 10° niedere Lufttemperatur und damit auf eine geringere Atmung zurückführen könnte.

Im wesentlichen ähnlich assimilierten Individuen, die ich an zwei aufeinanderfolgenden Tagen, den 18. und 19. VII. 1937, untersuchte. Das Wetter war an beiden Tagen vormittags und nachmittags vorwiegend sonnig, während mittags die üblichen Kumuluswolken durch längere Zeit die Sonne verhüllten, so daß das Licht bis auf 10.000 „Lux“ sank. Fig. 5, Mitte, gibt die Assimilation des 19. VII., die am meisten von jener der bisher besprochenen Tage abweicht. Im ganz großen gehen auch hier Licht und Stoffgewinn parallel. Bei beiden finden wir den Anstieg am Morgen, die Delle um die Mittagszeit und den Abfall am Abend. Nach 19^h überwiegt die Atmung. Im Vergleich zu den bisher besprochenen Tagen ist die Assimilation jedoch vormittags und noch mehr in der Zeit um 18^h auffallend gering; besonders bei 30.000 „Lux“ liegen viele Werte — vielleicht wegen des geringen CO_2-Gehaltes der Luft — weit tiefer, als nach dem Bisherigen zu erwarten war (Fig. 14, rechts). Auch bei höherer Lichtintensität blieb der Stoffgewinn mit Ausnahme zweier herausfallender Werte über 0·5 *mg/dm² min* relativ klein. Am vorhergehenden Tag, dem 18. VII., waren bei hoher Lichtintensität die meisten Assimilationsraten ungefähr gleich groß wie am 19. VII.[1] (Fig. 14, rechts). Bis nahezu 30.000 „Lux“ besteht die gewohnte Abhängigkeit vom Licht.

Am 7. VIII. 1938 glückte es mir, einen der wenigen wolkenlosen Tage auszunützen, wobei ich die gleichen Pflanzen, aber natürlich andere Blätter verwendete, wie bei den zuletzt besprochenen Versuchen (Fig. 5, unten). Wie immer bei Sonnenschein im Gebirge wurde es richtig warm, aber keineswegs besonders heiß (Maximum 17°). Die Lichtkurve zeigt mit Ausnahme des raschen Anstieges zur Zeit, als die Sonne zum erstenmal die Pflanzen traf, den regelmäßigen Verlauf eines wolkenlosen Tages. Am Abend zogen Wolkenschleier auf, die die Sonne allmählich etwas abschwächten. Da die beiden Blätter ausnahmsweise deutlich verschieden assimilierten — der Unterschied liegt übrigens fast immer innerhalb des maximalen Fehlers einer Bestimmung —, habe ich diesmal für den Stoffgewinn jeden Blattes eine eigene

[1] Die tiefen Werte stammen von einem Blatt, das offensichtlich durch mehrere Stunden versagte.

Kurve gezeichnet. Besonders die des lebhafter arbeitenden Blattes verläuft auch an diesem wolkenlosen Tag im großen und ganzen gesehen mit Ausnahme einer kleinen Delle am Nachmittag in

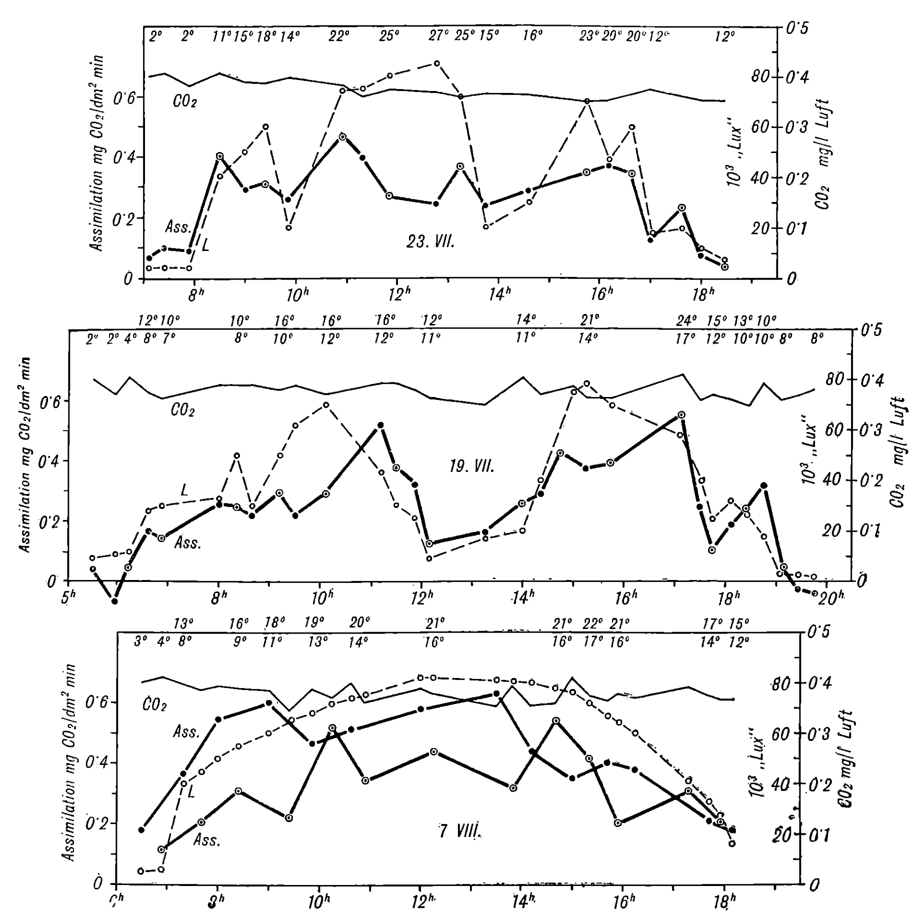


Fig. 5. Verlauf der Assimilation von *Ranunculus glacialis* an einigen vorwiegend sonnigen Tagen. Der 7. VIII. war wolkenlos. Weitere Erklärung siehe Fig. 4, p. 109.

deutlicher Abhängigkeit vom Licht. Ob diese Delle wie auch der gerade bemerkbare Rückgang der Assimilation des anderen Blattes zwischen 11h und 14h etwa durch eine Verengung der Spaltweite verursacht wurde, die man nach dem Gang der Transpiration

am wolkenlosen 26. VII. (Fig. 2) erwarten könnte, ist schon wegen der geringen Genauigkeit der einzelnen Assimilationsbestimmungen eine müßige Frage. Auf gleiches Licht bezogen assimilierte das eine Blatt, wenn man von den tiefsten Werten bei starkem Licht absieht, ungefähr so viel wie die Pflanze vom 14. VII. (Fig. 13, rechts), das andere bei großer Helligkeit deutlich mehr.

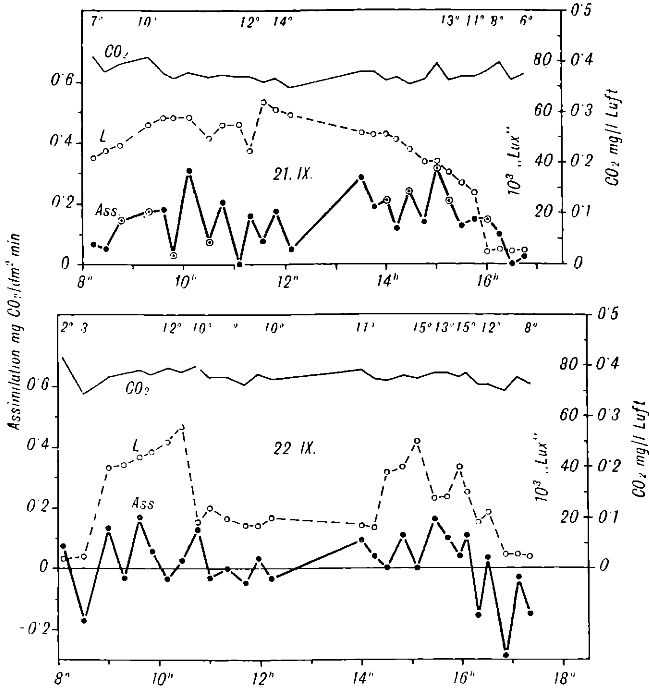


Fig. 6. Verlauf der Assimilation herbstlicher Blätter von *Ranunculus glacialis*. Die Blätter des 21. IX. waren wenig, das vom 22. IX. stark vergilbt. Weitere Erklärung siehe Fig. 4, p. 109.

Die Assimilation von *Ranunculus glacialis* stieg also an allen besprochenen Sommertagen bis zu 20.000 „Lux“ mit zunehmendem Licht ungefähr in gleicher Weise an, und zwar linear mit dem Licht. Im stärkeren Licht nahm die CO_2-Aufnahme nur an wenigen trüben Tagen unverändert dem Lichte proportional zu. An den anderen blieb sie bei Lichtintensitäten über 20.000 „Lux“ bald mehr, bald weniger hinter dem Lichte zurück. In allen Fällen arbeiteten die Blätter so intensiv, daß über 30.000 „Lux“ selbst Einzelwerte unter 0·25 *mg/dm² min* Ausnahmen sind.

Anders im Herbst, wenn sich die Blätter zu verfärben beginnen. Am 21. IX. 1938 (Fig. 6, oben, und 15) folgte auf einen kalten Morgen, Boden und Blätter waren gefroren, ein warmer sonniger Tag. Der Boden taute sofort auf, der Himmel war nur um die Mittagszeit von einem leichten Schleier überzogen. Die Assimilation überwog zwar selbst in diesem Entwicklungszustand bis zum späten Abend die Atmung, war aber wenigstens im starken Licht wesentlich kleiner als im Sommer. Der Überschuß beträgt auch bei einem Licht von mehr als 30.000 „Lux" fast ausnahmslos weniger als 0·25 $mg/dm^2\ min$; der Einfluß des Herbstes ist klar zu erkennen.

Am folgenden Tag, den 22. IX., nahm ich ein sehr stark gelbstichiges Blatt mit rein gelbem Rand vor. Der CO_2-Umsatz war selbst in diesem Entwicklungszustand während eines großen Teiles des Tages positiv, wenn auch noch weniger energisch wie am Vortag, so daß die in der Fehlergrenze auf- und abhüpfende Kurve mehrmals auch im starken Licht den Kompensationspunkt unterschreitet (Fig. 6, unten, und 15). Im schwachen Licht des Morgens und Abends (5000 „Lux") wird die Atmung nicht mehr durch die Assimilation kompensiert; die CO_2-Abgabe ist ziemlich groß. Zwischen 11^h und 12^h pendelt die Assimilationskurve bei etwa 20.000 „Lux" und einer Lufttemperatur von 9 bis 10° um den Kompensationspunkt.

Der Versuch des nächsten Tages, des 23. IX., mit frisch grünen Blättern ist bereits besprochen (p. 111).

Sieversia reptans.

Das Benediktenkraut untersuchte ich ausschließlich am westexponiertem Hang unter dem Gipfel, den die Sonne erst nach 8^h erreicht. Am 22. VII. 1937 (Fig. 7, oben) war der Himmel bis mittags ganz bewölkt, so daß das Licht am Vormittag nur allmählich zunahm. Später lockerte sich einige Zeit die Wolkendecke; es schien die Sonne. Nach 16^h war der Himmel wieder vollständig bedeckt. Der Tag war richtig warm. Die Assimilation folgt, wie wir das schon von *Ranunculus glacialis* gewohnt sind, im ganzen und großen dem Licht. Im einzelnen sind allerdings auch hier mehrfach Unstimmigkeiten vorhanden: So spiegelt sich die starke Lichtschwankung um 11^h in der Assimilation nur sehr undeutlich wieder; die schwache Kohlendioxydaufnahme um 14^h beruht nicht auf Mangel an Licht. Vielleicht waren vorübergehend die Spalten verengt, was ja, wie schon ausgeführt, bei *Sieversia reptans* auf Grund der Transpiration am ehesten zu erwarten wäre. Stellen wir die Assimilation in Abhängigkeit

vom Lichte dar, so erhalten wir, wenn auch die einzelnen Werte stark streuen, eine typische Lichtkurve (Fig. 16, links oben).

Die Blätter vom 22. VII. hatte ich schon am Tage vorher, den 21. VII. 1937, untersucht. An diesem Tage klarte es, nachdem es noch vormittags geregnet hatte, mittags rasch auf, so daß bereits eine Stunde die Sonne schien, als ich um 17^{h} zu arbeiten begann. Die Assimilationsraten reihen sich sehr gut in die vom 22. VII. bekannten Werte ein (Fig. 16, links oben).

Genau ein Jahr später, am 21. und 22. VII. 1938, untersuchte ich *Sieversia reptans* unter ganz ähnlichen Verhältnissen, wie an den beiden soeben besprochenen Tagen. Auch an diesen beiden Versuchstagen wurde es recht warm. Der 22. VII. war stark bewölkt, am 21. VII schien etwas mehr Sonne. Die Assimilation folgte am 22. VII. ziemlich genau dem Licht (Fig. 7, Mitte, und Fig. 16, rechts oben). Dabei wurde bei gleicher Helligkeit nahezu gleich viel Kohlendioxyd verbraucht wie vor einem Jahr; nur im starken Licht mag es etwas weniger gewesen sein. Auch die Mehrzahl der Werte des 21. VII. liegen in derselben Größenordnung (Fig. 16, rechts).[1]

Als fünfter und letzter bewölkter Versuchstag ist noch der 28. VII. 1937 anzuführen (Fig. 16, links unten). Er war merklich kühler als die vier anderen Tage (Maximum 14°). Die Blätter nahmen diesmal besonders im schwachen Licht des Morgens und des Abends (8000 bis 15.000 „Lux“) etwas lebhafter Kohlendioxyd auf als sonst. Im übrigen ist die Streuung der einzelnen Bestimmungen so groß, daß aus den Daten des 28. VII. allein kaum eine klare Beziehung zwischen Assimilationsgröße und Licht herauszulesen wäre.

Der nächste Tag, der 29. VII. 1937, war nahezu wolkenlos (Fig. 7, unten, und 16, links unten). In der vorhergehenden Nacht sank die Lufttemperatur unter den Gefrierpunkt. Der Boden unter der Pflanze sowie die Blätter, ich benützte jene vom Vortage, waren aber am Morgen nicht gefroren. Dies erklärt, daß sie imstande waren, schon vor Sonnenaufgang bei einer Lufttemperatur von —0·5° ganz entsprechend dem schwachen Licht, das ihnen zur Verfügung stand, zu assimilieren. Noch ehe die Sonne die Blätter erreichte, stieg die Lufttemperatur über den Gefrierpunkt. Die Assimilation ging jetzt wider Erwarten etwas zurück, ja vielleicht wurde sogar Kohlendioxyd ausgeschieden, wie dies in der Kurve des Tagesganges aufscheint. Mit dem Er-

[1] Die geringen Assimilationsraten im starken Licht stammen von einem Blatt, das mehrmals versagte.

scheinen der Sonne nahm die Lufttemperatur rasch zu, die Assimilationskurve steigt stark an, die Pflanzen setzen so viel Kohlendioxyd um wie beim selben Licht an anderen Tagen. Doch schon

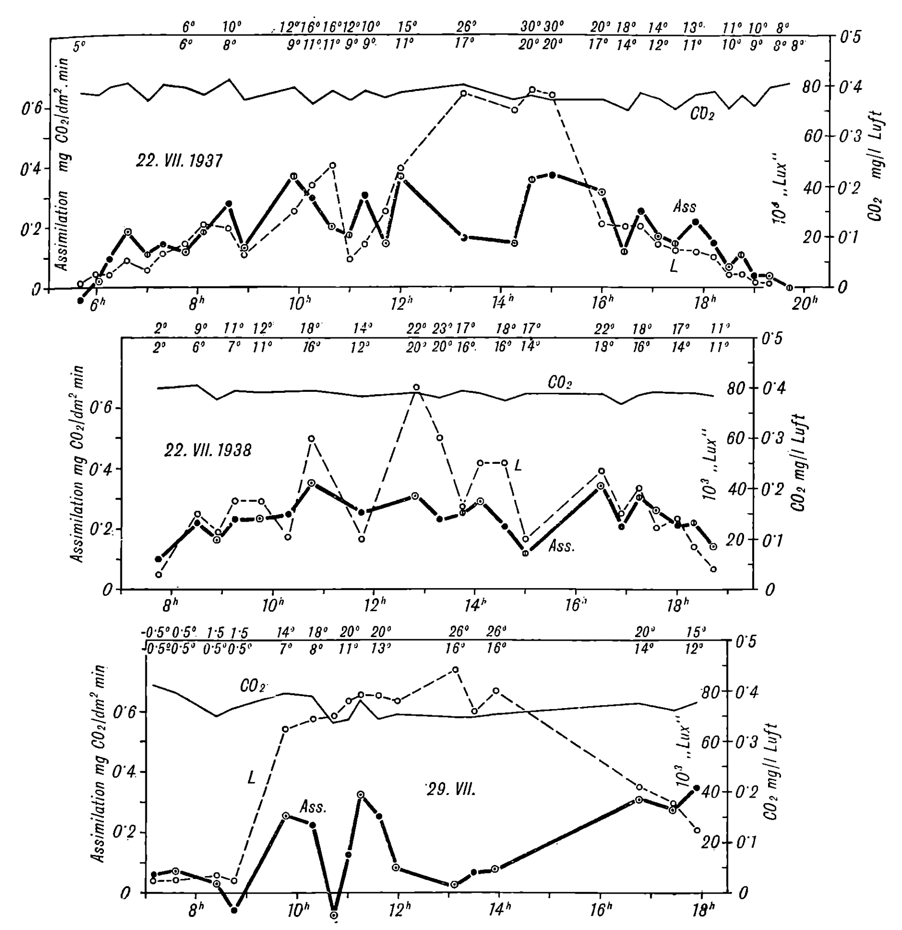


Fig. 7. Verlauf der Assimilation von *Sieversia reptans* an mehreren Sommertagen. Der 29. VIII. war fast wolkenlos. Weitere Erklärung siehe Fig. 4, p. 109.

am Vormittag sinkt die Kurve vorübergehend noch einmal unter den Nullpunkt, diesmal im vollen Sonnenschein; bei den von mir untersuchten Arten eine ganz seltene Ausnahme. Nach einer vorübergehenden Erholung wurde die Assimilation mittags für

längere Zeit sehr gering. Diese anhaltende Depression mag wohl, wie aus dem Gang der Transpiration am schönen 26. VII. zu schließen ist, auf Spaltenschluß während der Mittagszeit zurückzuführen sein, auf dessen Bedeutung für den Tagesverlauf der Assimilation Stocker (1937) und Hartenburg (1937) neuerlich hingewiesen haben. Infolge einer Störung der Apparatur fielen zwischen 14 und 16^h die Bestimmungen aus. Inzwischen waren leichte Wolkenschleier aufgezogen. Um 16^h30 nützten die Blätter das Licht wieder voll aus. Auf die Verfolgung des Rückganges der Assimilation mit zunehmender Dunkelheit am Abend mußte ich verzichten.

Im Herbst 1937 erwischte ich am 7. IX. wieder einmal einen wolkenlosen Tag (Fig. 8, oben, und 17). Er war trotz der fortgeschrittenen Jahreszeit viel wärmer als der 29. VII. Die Blätter hatten als erstes Zeichen beginnender Herbstverfärbung da und dort einen roten Tupfen. Vor Sonnenaufgang begrenzte wie im Sommer die Helligkeit die Kohlendioxydaufnahme. Die ersten Werte in voller Sonne sind noch nicht so hoch, wie das starke Licht erwarten ließe. Bald aber nähert sich die Assimilation der sommerlichen Intensität, die im ganzen und großen bis zum Abend beibehalten wird. Schon um 18^h30 reicht das Licht für einen Assimilationsüberschuß nicht mehr aus. Von einer Einwirkung der Spalten war während des ganzen Tages nichts zu bemerken.

Nachdem die Pflanzen fast drei Wochen unter Schnee gewesen waren, konnte ich am 1. X. 1937 noch einmal an einem wolkenlosen Tag arbeiten (Fig. 8, unten, und 17). Nun macht sich die späte Jahreszeit doch bemerkbar. Stieg die Lufttemperatur tagsüber auch auf 15°, so war die vorhergehende Nacht doch recht kalt. Zu Beginn der Bestimmungen um 9^h30 maß ich —3°, der Boden war fast 1 *cm* tief gefroren, die Blätter stark bereift. Kein Wunder, daß keine Assimilation feststellbar war. Mußten doch, um ein Vertrocknen zu verhüten, die Spalten weitgehend geschlossen sein. Daher blieb die Kohlendioxydaufnahme auch nach Sonnenaufgang noch sehr gering. Erst als der Boden im Sonnenschein aufgetaut war, so daß Wassernachschub möglich wurde und sich die Spalten öffnen konnten, nahm auch die Assimilation allmählich zu. Sie blieb aber immer unter dem sommerlichen Maximum. Der Verlauf der Kurve am Nachmittag erinnert an die Störung nach dem kalten Morgen des 29. VII. (Fig. 7, unten).

Noch stärker war der Einfluß der kalten Nacht am wolkenlosen 17. IX. 1938. Die Blätter waren am Morgen steif gefroren, der Boden so hart, daß er mit einem Stock nicht zu durchstoßen

war. Nach Sonnenaufgang verloren die Blätter so viel Wasser, daß sie welkten. Die Assimilation versagte zunächst vollständig; zwischen 9 und 10^h^ wurde CO_2 ausgeschieden. Später begann zunächst jenes Blatt, das als erstes wieder turgeszent geworden war, wenn auch nur wenig, Kohlendioxyd aufzunehmen. Im Durchschnitt der untersuchten Blätter hatte die Assimilation um 13^h^ noch kaum den Kompensationspunkt überschritten. Erst am Nachmittag, etwas nach 15^h^, war die CO_2-Bilanz aller Blätter

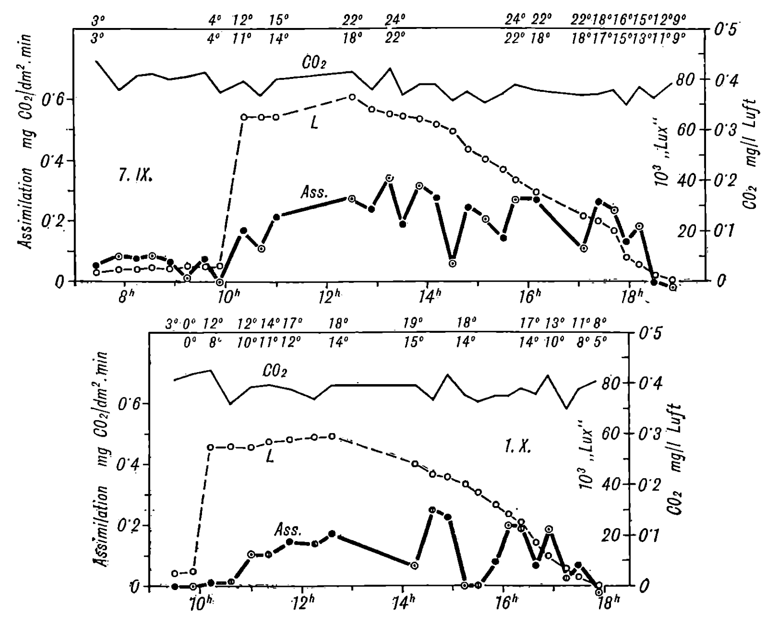


Fig. 8. Verlauf der Assimilation von *Sieversia reptans* an zwei Herbsttagen. Weitere Erklärung siehe Fig. 4, p. 109.

aktiv, bis endlich am Abend um 17^h^ der Überschuß den sommerlichen Werten entsprach.

Schließlich sei noch der 29. IX. 1937 angeführt. Bei dauernd dichtem Nebel war es sehr kühl (Maximum 4°). Die Blätter arbeiteten, obwohl sie erst einen Tag schneefrei waren, wie aus Fig. 17 zu ersehen ist, im schwachen Licht ganz ähnlich wie im Sommer. In dieser Figur sind auch einige Assimilationsraten vom 30. IX. 1937 eingezeichnet, eines wechselnd wolkigen, relativ warmen Tages (Maximum 16·5°). Sie reihen sich gut in die der beiden benachbarten Tage (29. IX., 1. X.) ein. Im starken Licht

wurde die maximale Sommerassimilation auch unter diesen Verhältnissen nicht erreicht.

Der Kohlendioxydumsatz von *Sieversia reptans* ist demnach, wie ein Vergleich von Fig. 16 mit Fig. 17 ergibt, im Herbst bei relativ schwachem Licht (etwa bis 15.000 „Lux“) gerade so intensiv wie im Sommer. Am 7. IX. 1937 wurde auch starkes Licht noch nahezu wie im Sommer ausgenützt. Ende September ist dies, so weit meine Erfahrungen reichen, nicht mehr der Fall.

Doronicum Clusii.

Die Assimilationsraten von vier trüben bis wechselnd wolkigen Versuchstagen sind in Fig. 18 zusammengestellt. Man erkennt leicht, daß auch hier, wie bei den bereits besprochenen Arten, für die Intensität der Assimilation vor allem das Licht maßgebend ist. Dabei war die Kohlendioxydaufnahme an allen vier Tagen bei gleichen Licht nahezu gleich; die Werte fallen beinahe in ein und dieselbe Kurve, obwohl die Pflanzen an verschiedenen Standorten und zu verschiedener Jahreszeit untersucht wurden.

Der 9. VII. 1937 (Fig. 9, oben) war nebelig und kühl, die Sonnenscheibe war nur vor 11^h ganz vorübergehend zu sehen, hin und wieder regnete es. Assimilations- und Lichtkurve laufen deutlich parallel. Die Pflanzen vom 27. VIII. 1938 waren vom 22. VIII. bis zum 26. VIII. unter Schnee gewesen. Am Versuchstag lag ununterbrochen Nebel, durch den aber häufig die Sonne sichtbar wurde. Die Lufttemperatur schwankte zwischen 10 und 13°. Die am 1. IX. 1937 (Fig. 9, unten) verwendeten Exemplare waren erst einen Tag schneefrei, nachdem sie schon am 16. VIII. eingeschneit worden waren. Während der ersten Bestimmungen lag Nebel. Später jagten ununterbrochen Wolken über den Gipfel. Die Lufttemperatur erreichte immerhin noch 14° Die Assimilation folgte genau so wie an den beiden anderen Tagen dem Licht; wir sehen, die lange Schneebedeckung hatte den Pflanzen in keiner Weise geschadet; sie arbeiteten am ersten Tage nach dem Ausapern, wie wenn nichts gewesen wäre, und dies, obwohl es schon spät im Jahre war und die Blätter nach wenigen Tagen zu vergilben begannen. Am 15. VII. 1938 untersuchte ich am selben Platz andere Individuen. Es war stark bewölkt, gewittrig und warm. Soviel aus Fig. 18 hervorgeht, scheinen diese Pflanzen bei schwachem Licht etwas mehr, in der Sonne eher etwas weniger zu assimilieren als die bisher besprochenen. Die Lichtassimilationskurve zeigt mehr Schattencharakter. Dies könnte damit zusammenhängen, daß die Pflanzen in einer Felsennische wuchsen, wo sie nahezu bis mittags im Schlagschatten

der Felsen waren und auch abends relativ früh wieder in deren Schatten gerieten.

Außer an den vier angeführten Versuchstagen habe ich die Assimilation von *Doronicum Clusii* noch an vier wechselnd wolkigen Tagen verfolgt. Eine Darstellung der Assimilationsintensität in Abhängigkeit vom Licht gibt ein ähnliches Bild wie Fig. 18; nur streuen einzelne Werte wesentlich mehr. Wahrscheinlich

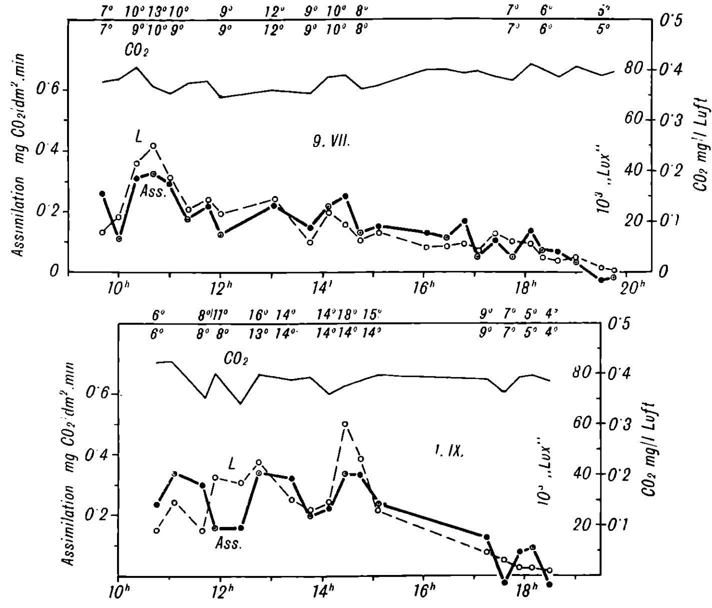


Fig. 9. Verlauf der Assimilation von *Doronicum Clusii* an zwei vorwiegend trüben Sommertagen. Weitere Erklärung siehe Fig. 4, p. 109.

handelt es sich dabei um Bestimmungsfehler, da im Tagesgang der Assimilation meist zu hohe mit zu tiefen Raten wechseln. Man könnte aber auch an Schwankungen denken, die durch Absorption und Wiederfreiwerden von Kohlendioxyd zustande kommen (vgl. Stocker, Rehm und Paetzold, 1938). An manchen dieser Tage nahmen die Pflanzen bei häufiger oder länger währender Besonnung mitunter im starken Licht weniger Kohlendioxyd auf, als nach den Erfahrungen, die Fig. 18 zugrunde liegen, zu erwarten gewesen wäre.

Besonders auffällig trat dies im andauernd starkem Licht wolkenloser Tage ein wie am 8. VIII. 1937 (Fig. 10, oben). Die

Assimilation war am Morgen und Abend entsprechend der geringen Helligkeit wenig lebhaft; tagsüber schwankte sie sehr stark. Die Maxima lagen etwas höher wie an den anderen Tagen, zwischen ihnen sank die CO_2-Aufnahme aber zeitweise bis auf den Kompensationspunkt. Dürfte auch der eine oder andere Einbruch der Assimilationskurve dieses ungewöhnlich heißen Tages — die Blätter wurden schon am späten Vormittag etwas schlapp — infolge der Ungenauigkeit der einzelnen Bestimmungen zu tief

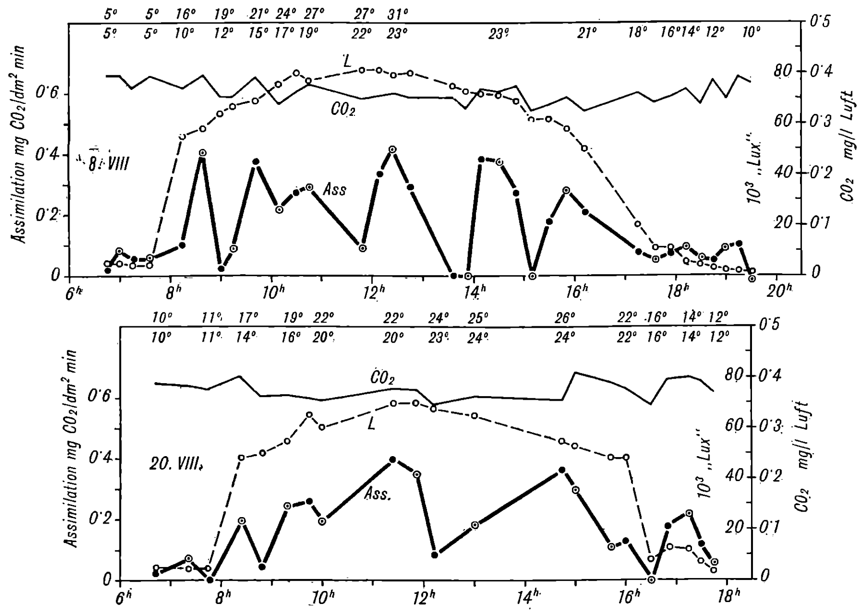


Fig. 10. Verlauf der Assimilation von *Doronicum Clusii* an zwei fast wolkenlosen Tagen. Weitere Erklärung siehe Fig. 4, p. 109.

und manche Spitze zu hoch sein, so sind die Schwankungen der Assimilation hier doch reell. Ich fand sie, wenn auch lange nicht so ausgeprägt, am ebenso heißen und nahezu wolkenlosen 20. VIII. 1938 am selben Standort wieder (Fig. 10, unten).

Primula glutinosa und *Salix herbacea.*

Zu einer eingehenderen Untersuchung der beiden Arten des sauren Schneetälchens fehlten geeignete Individuen in hinreichender Menge. Von *Salix herbacea* fanden sich in der Umgebung der Hütte nur ganz wenige Zweiglein, die frei über den Boden kriechend hinreichend Blätter trugen, um für eine Bestimmung der Assimilation geeignet zu sein. Ebenso waren Blattrosetten

von *Primula glutinosa* von entsprechender Größe nur schwer auffindbar. Überdies ließen sich jene, die zwischen Steinen wuchsen, kaum abdichten, ohne einen Teil des Wurzelwerkes freizulegen. Ich kann daher von jeder Art nur eine Tageskurve geben; eine Reihe anderer ist mißlungen. Entweder konnte ich nur so wenig Blätter einschließen, daß die Assimilation nur einen geringen Bruchteil der Streuung betrug, oder die Pflanzen versagten nach ein paar Bestimmungen vollständig, wohl, weil beim Dichten einzelne Blätter oder Wurzeln verletzt worden waren.

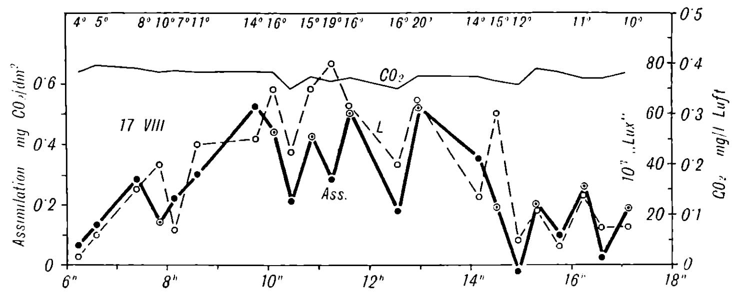


Fig. 11. Verlauf der Assimilation von *Primula glutinosa* am 17. VII. 1938. Weitere Erklärung siehe Fig. 4, p. 109.

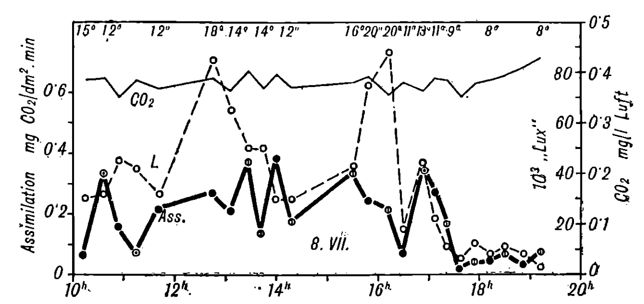


Fig. 12. Verlauf der Assimilation von *Salix herbacea* am 8. VII. 1937. Weitere Erklärung siehe Fig. 4, p. 109.

Der 17. VIII. 1938 (Fig. 11), an dem ich *Primula glutinosa* untersuchte, war ziemlich wolkig, dabei aber recht sonnig, bis sich am Nachmittag eine dichte Wolkenbank am Gipfel festsetzte. Die Assimilation folgt in ganz groben Zügen dem Licht. Einzelne Bestimmungen ergaben Werte bis über 0·5 *mg/dm² min*, die aber infolge des starken Auf und Ab der Assimilationskurve nicht als gesichert gelten können.

Eine Darstellung der Assimilation als Funktion des Lichtes erinnert an das Bild von *Ranunculus glacialis* (Fig. 14, links).

Salix herbacea untersuchte ich am 8. VII. 1937 (Fig. 12), einen wechselnd wolkigen warmen Tag. Die Assimilation stieg

bis über 0·3 *mg/dm² min.* Daneben finden sich mehrere unbegründet geringe Raten. Am Abend verdeckte eine am Gipfel hängende Wolke die Sonne und drückte so das Licht und damit auch die Kohlendioxydaufnahme stark herab.

2. Allgemeiner Teil.

Überblicken wir nochmals die Figuren (Fig. 13, 14, 16 und 18), in denen die sommerliche Assimilation als eine Funktion

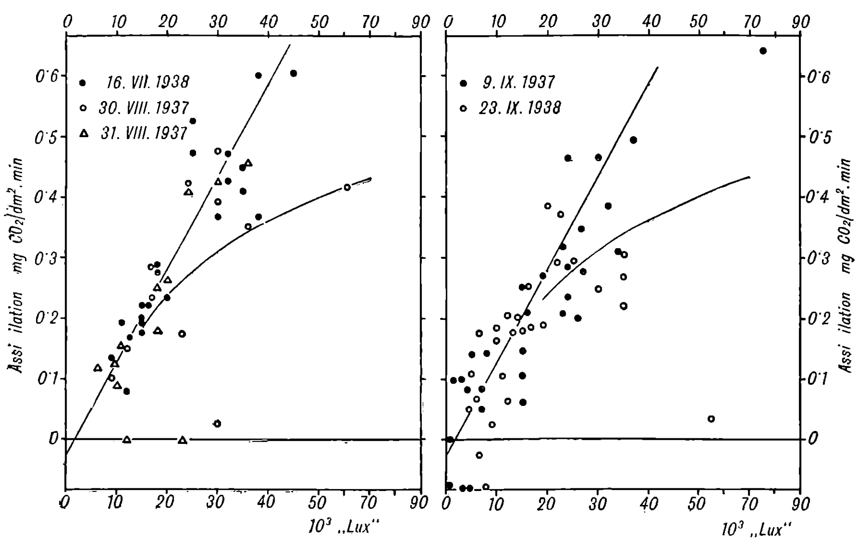


Fig. 13. Assimilationsraten (in *mg/dm².min*) von *Ranunculus glacialis* in Abhängigkeit vom Licht (in 1000 „Lux") dargestellt; vorwiegend trübe Tage. Zeitlicher Ablauf siehe Fig. 4. Zur Erleichterung des Vergleiches sind in Fig. 13 bis 15 dieselben Kurven eingetragen.

des Lichtes dargestellt ist, so ist meines Erachtens die Behauptung, daß sie auch im Freiland in erster Linie vom Licht gesteuert wird, wohl berechtigt; denn wenn auch keineswegs in jedem Tagesgang jede einzelne Assimilationsrate erkennen läßt, daß für ihre Größe in erster Linie das Licht maßgebend ist, so ergibt sich doch aus der Gesamtheit der einzelnen Bestimmungen eine so deutliche Abhängigkeit vom Licht, daß sich wenigstens für die sommerliche Assimilation von *Sieversia reptans* und *Doronicum Clusii* klare Lichtkurven herausschälen lassen, wie sie von vielen Autoren für zahlreiche andere Arten im Laboratorium festgestellt worden sind. Auch das zeitweise Versagen im starken Licht,

sei es infolge Spaltenschlusses oder aus irgendeinem „inneren" Grund, ist von Laboratoriumsversuchen an Landpflanzen bekannt (vgl. z. B. die Kurvenpunkte bei Boysen-Jensen, 1932, und Gebrielsen und Larsen, 1935, sowie Stocker, 1935).[1] Die Lichtkurven der sommerlichen Assimilation von *Sieversia reptans* und *Doronicum Clusii* gelten annähernd für alle Versuchstage des Sommers, so daß man wenigstens an nicht zu extremen (heißen oder kalten) Tagen mit großer Wahrscheinlichkeit aus der Lichtstärke die Assimilationsintensität annähernd erschließen kann.

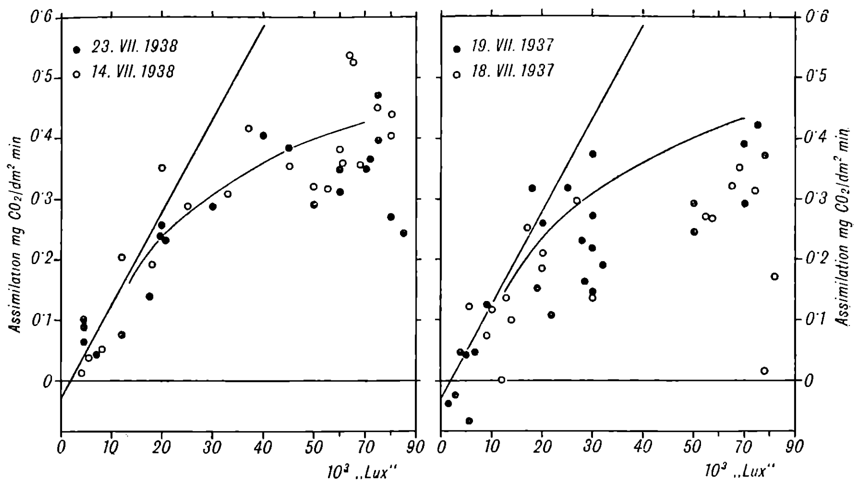


Fig. 14. Assimilationsraten (in *mg/dm².min*) von *Ranunculus glacialis* in Abhängigkeit vom Licht (in 1000 „Lux") dargestellt; vorwiegend sonnige Tage. Zeitlicher Ablauf siehe Fig. 5, p. 113. Zur Erleichterung des Vergleiches sind in Fig. 13 bis 15 dieselben Kurven eingetragen.

Auch bei *Ranunculus glacialis* fallen die Lichtkurven der einzelnen Sommertage bis zu einer Lichtstärke von ungefähr 20.000 „Lux" beinahe zusammen (Fig. 13 und 14). Bei höheren Lichtintensitäten steigen sie aber, soweit sie überhaupt festlegbar sind, von Tag zu Tag verschieden steil an, an den trüben Sommertagen (Fig. 13) am steilsten. *Ranunculus glacialis* scheint demnach an sonst trüben Tagen — etwa infolge einer anderen „Assimilations-

---

1 Die Arbeiten Stalfelt's (1939) über „Licht- und Temperaturhemmung in der Kohlensäureassimilation" (Planta, *30*) und „Über die Natur der Licht- und Temperaturoptima in der Kohlensäureassimilation" (Svensk Botanisk Tidskrift, *33*) erschienen erst nach Absendung des Manuskripts.

stimmung" im Sinne Filzer's (1938) — vorübergehende, relativ starke Belichtung besser auszunützen, wie dieselbe Helligkeit nach längerer Einwirkung an einem schönen Tag.[1] Es ist aber auch möglich, daß die verschieden starke Ausnützung des Lichtes über 20.000 „Lux" nicht eine Folge des unmittelbar vorhergehenden Lichtgenusses ist, sondern durch das Vorleben während längerer Zeit, also vor allem durch das einige Tage vor dem Versuch herrschende Wetter bedingt ist. Hat doch Drautz (1935) nachgewiesen, daß sich bei der Buche selbst morphologische Sonnenblätter nach längerer Beschattung in physiologische

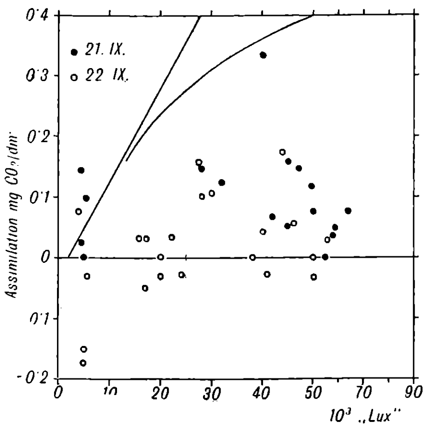


Fig. 15. Assimilationsraten (in *mg/dm².min*) von *Ranunculus glacialis* in Abhängigkeit vom Licht (in 1000 „Lux") dargestellt; herbstliche Blätter. Zeitlicher Ablauf siehe Fig. 6, p. 114. Zur Erleichterung des Vergleiches sind in Fig. 12 bis 15 dieselben Kurven eingetragen.

Schattenblätter verwandeln können und umgekehrt. Es wäre demnach zu erwarten, daß hohe Lichtintensitäten nach längerem schönen Wetter besser ausgenützt würden als nach schlechtem. Nach meinen Aufzeichnungen war das Wetter tatsächlich vor den Tagen mit auch im starken Licht steil ansteigenden Assimilationskurven relativ gut, vor dem 18./19. VII. 1937 (Fig. 14, rechts), an denen die Pflanzen im starken Licht schlecht arbeiteten, hingegen relativ trüb. Nach einigen schönen Tagen assimilierten

[1] Versuche, in denen ich die Lichtstärke im Laufe eines Tages durch Abschatten beliebig ändern wollte, um diese Vermutung zu prüfen, mußte ich wegen der geringen Genauigkeit der einzelnen Bestimmung, vor allem aber wegen der immer rasch wechselnden Bewölkung, die eine halbwegs genaue Dosierung des Lichtes sehr erschwert, bald aufgeben.

die an diesen beiden Tagen untersuchten Individuen am 7. VIII. wieder ausgezeichnet (Fig. 5, unten). Am ehesten fällt der 23. VII. 1938 aus der Reihe (Fig. 14, links); die Assimilationskurve verläuft relativ flach, obwohl mehrere schöne Tage vorangingen. Eine einwandfreie Klärung der Frage nach der Ursache der verschiedenen Form der Assimilationskurven wäre wohl nur aus Laboratoriumsversuchen zu erwarten, die ich bis jetzt nicht durchführen konnte.

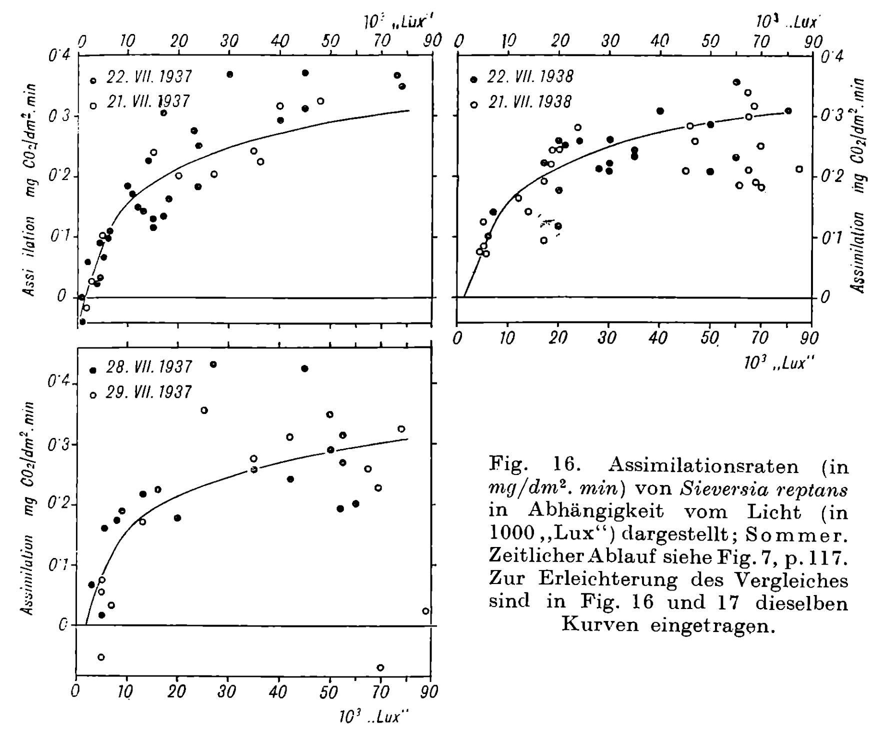


Fig. 16. Assimilationsraten (in *mg/dm². min*) von *Sieversia reptans* in Abhängigkeit vom Licht (in 1000 „Lux") dargestellt; Sommer. Zeitlicher Ablauf siehe Fig. 7, p. 117. Zur Erleichterung des Vergleiches sind in Fig. 16 und 17 dieselben Kurven eingetragen.

Ich muß daher dahingestellt sein lassen, wie weit die Abweichungen der einzelnen Assimilationskurven auf den Wechsel der Außenbedingungen, wie weit sie auf individuellen Verschiedenheiten der untersuchten Pflanzen, bzw. Blätter beruhen.

Tritt auch die Abhängigkeit der Assimilationsintensität vom Licht deutlich hervor, so ist doch, wie schon mehrfach erwähnt, die Streuung ganz gewaltig. Dies ist nicht anders zu erwarten. Ist doch nach allen im Laboratorium gemachten Erfahrungen nicht nur das Licht, sondern auch der Kohlendioxydgehalt der Luft und die Temperatur für die Assimilation von maßgebender

Bedeutung. Zahlreiche Autoren haben bereits gezeigt, daß auch im Freiland im Laufe eines Tages Assimilation und CO_2-Gehalt oft gleichsinnig schwanken (z. B. Schoder, 1932; Mönch, 1937; Neuwohner, 1938). Auch während meiner Versuche war dies sehr häufig der Fall. Die auch im Versuch erhärtete Annahme, daß unter sonst gleichen Verhältnissen die Assimilation wenigstens im Bereiche der im Freiland im allgemeinen auftretenden Konzentrationen dem zur Verfügung stehenden Kohlendioxyde proportional sei (Lundegardh, 1928; Stocker, Rehm und Paetzolt, 1938), genügt aber meist nicht, um diese Schwankungen restlos zu erklären; denn die Änderungen des Kohlendioxydgehaltes

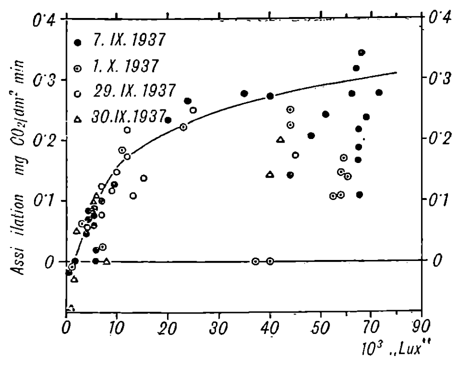


Fig. 17. Assimilationsraten (in *mg/dm².min*) von *Sieversia reptans* in Abhängigkeit vom Licht (in 1000 „Lux") dargestellt; Herbst. Zeitlicher Ablauf siehe Fig. 8, p. 119. Zur Erleichterung des Vergleiches sind in Fig. 16 und 17 dieselben Kurven eingetragen.

der Luft sind im Vergleich zu jenen des CO_2-Umsatzes viel zu klein.[1] Ich habe den Einfluß des Partialdruckes des Kohlendioxydes auch auf statistischem Wege zu erfassen versucht und in Stichproben geprüft, ob im Streuungsbereich aller Bestimmungen eines Tages jene, während welcher die Luft CO_2-reich war, überwiegend hohe, die anderen überwiegend geringe Assimilation aufweisen. (Stark herausfallende Assimilationswerte blieben hiebei unberücksichtigt.) Es wurden höchstens Andeutungen eines Einflusses bemerkbar. Ebenso bei einem Vergleich verschiedener Tage. Hierauf rechnete ich, um allenfalls eine Wirkung der Lufttempe-

[1] Man darf auch nicht übersehen, daß ein Parallellaufen der beiden Kurven sehr leicht vorgetäuscht werden kann, da bereits kleine Fehler in der Bestimmung der Luftkohlensäure die Assimilationsraten stark verschieben können.

ratur erkennen zu können,[1] unter der erwähnten Annahme, daß sich die Assimilation proportional dem Kohlendioxydpartialdruck ändere, alle Raten auf einen mittleren Gehalt von 0·38 CO_2 *mg/l* um — es handelt sich zumeist nur um ganz geringfügige Verschiebungen — und sah dann in ähnlicher Weise wie beim Kohlendioxyd nach, ob ein Zusammenhang zwischen der Abweichung vom Mittelwert und der jeweiligen Lufttemperatur bestehe. Auch hier war zumeist eine deutliche Abhängigkeit nicht zu erkennen, wenn auch in einzelnen Fällen eine solche vorhanden zu sein scheint.

Der Einfluß der CO_2-Konzentration und der Lufttemperatur dürfte zum Teil im Bestimmungsfehler untergehen, zum Teil

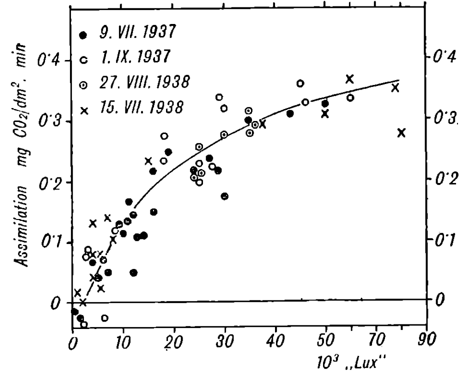


Fig. 18. Assimilationsraten (in *mg/dm².min*) von *Doronicum Clusii* in Abhängigkeit vom Licht (in 1000 „Lux“) dargestellt. Zeitlicher Ablauf siehe Fig. 9, p. 121.

auch durch schwer durchschaubare kurzfristige Schwankungen der Assimilation verdeckt werden, die erst vor kurzem von Stocker, Rehm und Paetzold (1938) einwandfrei nachgewiesen worden sind, die sie vor allem auf Kohlendioxydbindungen und -entbindungen absorptiver Art infolge Schwankungen des CO_2-Partialdruckes und der Lufttemperatur zurückführen. Derartige Vorgänge kommen auch als Ursache für die zeitweise geringe Assimilation, ja CO_2-Ausscheidung im starken Licht in Betracht. Diese Schwankungen sind aber wenigstens bei allen von mir untersuchten Arten nicht, wie Walter (1939) meint, imstande, die tatsächliche Assimilationsgröße vollständig zu verwischen. Nicht

---

1 Der Temperaturbereich bei einer bestimmten Lichtstärke ist im Freiland im allgemeinen nicht sehr groß, da ja Lichtstärke und Lufttemperatur mehr oder weniger miteinander gekoppelt sind.

nur bei den Kräutern der Silikatschutthalde, sondern auch bei den Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und bei *Pinus cembra* (Cartellieri, 1935) ergeben die Assimilationsraten, wenn man sie in großer Zahl in Abhängigkeit vom Lichte darstellt, deutlich ablesbare Lichtkurven. (Infolge der engeren Fehlergrenze und der Möglichkeit, Spaltenbewegungen zu erschließen, ist die Streuung der Einzelwerte bei den Holzpflanzen sogar wesentlich kleiner als in den hier wiedergegebenen Abbildungen.) Ich glaube, es könnte nicht deutlicher gezeigt werden, daß die gasanalytische Methode auch für Untersuchungen im Freiland wertvoll ist. Auch eine ganze Reihe anderer Forscher haben seit Schoder (1932) in vielen Tagesgängen die Abhängigkeit der Assimilationsintensität von den jeweiligen Außenbedingungen festgestellt. Wenn in anderen Arbeiten gar kein Zusammenhang zwischen der Assimilationsgröße und den Außenfaktoren gefunden werden konnte, so mag das zum Teil sicher an den Objekten liegen, mit denen gearbeitet wurde, zum Teil aber wohl an einer ungeeigneten Apparatur oder an einer schlechten Handhabung.[1]

Im Herbst bleibt der CO_2-Umsatz besonders im starken Licht mehr oder weniger hinter den sommerlichen Werten zurück (Fig. 15 und 17). Einerseits gefriert der Boden während der Nacht fast regelmäßig, so daß für einige Zeit die Wasseraufnahme verhindert wird und die Spalten geschlossen bleiben, was auch an kalten Sommertagen zur Hemmung der Kohlendioxydaufnahme führen muß; anderseits beginnen die Blätter zu vergilben und sind deshalb nicht mehr imstande, voll zu arbeiten; dabei mag erhöhte Atmung den Assimilationsüberschuß noch stärker drücken. Unter günstigen Verhältnissen können aber frisch grüne Blätter, selbst wenn sie schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit die ersten Anzeichen herbstlicher Verfärbung zeigen, bis in den September hinein voll assimilieren (*Ranunculus glacialis*: 9. IX., Fig. 4 und 13; *Doronicum Clusii*: 1. IX., Fig. 9 und 18). Schwaches Licht wurde von *Sieversia reptans* sogar noch Anfang Oktober ganz ausgenützt und selbst im starken Licht arbeitete diese Art zu dieser späten Jahreszeit noch relativ gut (Fig. 8 und 17). Schneebedeckung hat auch, wenn sie länger dauert, nie eine Herabsetzung der Kohlendioxydaufnahme nach dem Ausapern zur Folge.

An dieser Stelle ist es wohl am Platze, die Assimilation der von mir untersuchten Arten mit schon Bekanntem zu vergleichen. Hiezu möchte ich vor allem die Darstellung des sommerlichen

[1] Für eine Reihe von Wasserpflanzen konnte erst vor kurzem Geßner (1938) in zahlreichen Tagesgängen den maßgebenden Einfluß von Licht und Temperatur auf die Assimilation aufzeigen.

Kohlendioxydumsatzes in Abhängigkeit vom Licht verwenden (Fig. 13, 14, 16 und 18), da sich aus ihr auch brauchbare Mittelwerte ablesen lassen. Es fällt dann allerdings schwer, Freilanduntersuchungen zum Vergleich heranzuziehen, da bis jetzt von keinem anderen Autor auf Grund ökologischer Freilandversuche eine ähnliche Darstellung gegeben wurde.

Es ist selbst nicht möglich, meine Maximalwerte ohne Vorbehalt jenen mancher anderen Freilandarbeit gegenüberzustellen; denn diese können vielfach nur als mehr oder weniger mit Fehlern behaftete Zufallsprodukte gewertet werden, während meine Durchschnittswerte sind, denen wie jenen der physiologischen Lichtkurven immerhin eine gewisse Sicherheit zukommt. Die maximale Assimilation der Schuttpflanzen liegt zwischen

Tabelle 2.

Maximale Assimilation in *mg* CO_2 pro Minute auf Oberflächeneinheit ($mg/dm^2 . min$), Frischgewichtseinheit ($mg/gF. min$) und Trockengewichtseinheit ($mg/gT. min$) bezogen.

	$mg/dm^2 . min$	$mg/gF . min$	$mg/gT . min$
Ranunculus glacialis .	0·45	0·085	0·5
Sieversia reptans .	0·3	0·09	0·4
Doronicum Clusii .	0·35	0·09	0·55—0·95
Primula glutinosa .	0·4	0·10	0·5
Salix herbacea .	0·3	0·15	0·5

0·3 und 0·45 $mg/dm^2\ min$ (Tabelle 2); *Ranunculus glacialis* erreichte am 7. VIII. sogar 0·55 $mg/dm^2\ min$ (Fig. 5). Aus den umfangreichen Tabellen Stocker's (1935) können wir entnehmen, daß die meisten Sonnenpflanzen, wenn man von den umstrittenen Angaben russischer Forscher absieht, maximal nur zwischen 0·2 und 0·25 $mg/dm^2\ min$, die Schattenpflanzen sogar unter 0·05 bis 0·1 $mg/dm^2\ min$ assimilieren. Der CO_2-Umsatz der von mir untersuchten hochalpinen Arten ist also ausgesprochen lebhaft. Mönch (1937) gibt zwar für Alpenpflanzen noch wesentlich höhere Werte an. Es dürfte sich aber hier um ganz vereinzelte, nicht voll gesicherte Ausnahmen handeln; denn in den wiedergegebenen Tagesgängen scheint nicht einer von ihnen auf. Immerhin geht aus den Kurven Mönch's hervor, daß die am Schachen untersuchten Arten häufig bis gegen 0·3 $mg/dm^2\ min$ assimilierten.

Ein Vergleich der Form der Lichtkurven meiner Arten mit solchen anderer Autoren ist nur sehr bedingt möglich, da sich die Angaben über die Lichtstärke nur schwer miteinander in Beziehung bringen lassen. Boysen-Jensen (1932) sowie Gabrielsen und Larsen (1935) geben z. B. die Lichtstärke in „Lux" an, wobei die maximale Helligkeit im Juli um die Mittagszeit 129.000 „Lux" beträgt. Der Kompensationspunkt der von ihnen untersuchten Sonnenblätter von Bäumen und Kräutern sowie der Halophyten liegt bei ½ bis 1% dieser Intensität, die Verflachung der Lichtkurve setzt bei 3 bis 4% ein, der „Halbwert" der maximalen Assimilation (vgl. Stocker, 1935) wird bereits bei 2 bis 3% erreicht. In den von Lundegardh (1928, 1930) wiedergegebenen Kurven, deren Form zum Teil recht unwahrscheinlich ist, liegt der „Halbwert" mit einer Ausnahme unter 15% des maximalen Lichtes, die Verflachung der Kurve beginnt bei der Mehrzahl unter 10%. Den Kompensationspunkt der von mir untersuchten Arten, der mit meiner Methode nur ganz annähernd festgelegt werden kann und der übrigens je nach den Außenbedingungen etwas schwanken dürfte (vgl. Filzer, 1938), fand ich bei ungefähr 2% des maximalen Standortlichtes; die Lichtkurven steigen bei *Sieversia reptans* und *Doronicum Clusii* bis ungefähr 8% bei *Ranunculus glacialis* bis über 15% des maximalen Lichtes linear mit der Lichtstärke an; der „Halbwert" wird bei etwa 10 bis 15% erreicht. Kompensationspunkt, Knick der Lichtkurve und „Halbwert" liegen höher als bei den meisten bisher untersuchten Sonnenpflanzen: Die drei Arten der Silikatschutthalde und besonders *Ranunculus glacialis* haben in bezug auf die Assimilation ausgesprochenen Sonnenpflanzencharakter.[1]

Für ökologische Zwecke scheint es mir von Belang, die Assimilation auch auf andere Größen als die Flächeneinheit des Blattes zu beziehen, wie dies bei Wasserhaushaltsstudien allgemein üblich ist.

In diesen wird neben der Oberfläche die Frischgewichtseinheit besonders bevorzugt. Das Verhältnis Oberfläche/Frischgewicht (O/G), also die Oberflächenentwicklung kann man als einen allerdings ein für allemal festgelegten Regulator der Wasserabgabe

[1] Beim Vergleich meiner Kurven mit solchen physiologischer Arbeiten ist zwar noch zu bedenken, daß Abschnitte der Blätter von *Ranunculus glacialis* und *Sieversia reptans* sich ein wenig überdecken können, so daß ein kleiner Teil des Blattes nicht voll belichtet ist. Hiedurch wird die für eine bestimmte Assimilationsintensität benötigte Lichtmenge etwas erhöht (Boysen-Jensen, 1932). Die dadurch bedingte Verschiebung der Assimilationskurve ist bei beiden Arten wohl kaum beträchtlich.

ansehen, insofern geringe Oberflächenentwicklung die Vermeidung von Wasserverlusten für eine bestimmte Volums- oder Gewichtseinheit erleichtert, dafür aber bei gleicher Wasserabgabe der Gewichtseinheit eine größere Flächentranspiration erfordert. Daher kommt im allgemeinen innerhalb einer Art Blättern mit großer Oberflächenentwicklung kleine Flächentranspiration zu und umgekehrt; Schattenarten mit großer Oberflächenentwicklung geben im allgemeinen unter gleich günstigen Außenbedingungen pro Flächeneinheit weniger Wasser ab als Sonnenarten, für die eine geringe Oberflächenentwicklung charakteristisch ist (Pisek und Cartellieri, 1931, 1932). Es ist nun immerhin möglich, daß mit der Transpiration auch die Assimilation der Flächeneinheit von

Tabelle 3.

Quotienten Oberfläche/Frischgewicht (*O/F*) und Oberfläche/Trockengewicht (*O/T*) an verschiedenen Versuchstagen. Bei Bestimmung der Oberfläche wurde nur eine Blattseite berücksichtigt.

Ranunculus glacialis			*Sieversia reptans*			*Doronicum Clusii*		
	O/F	*O/T*		*O/F*	*O/T*		*O/F*	*O/T*
18.–19. VII.	0·21	1·35	21.–22. VII.	0·27	1·15	9. VII.	0·24	1·70
7. VIII.	0·18	1·05	28.–29. VII.	0·25	0·9	8. VIII.	0·26	2·70
30.–31. VIII.	0·22	1·2	7. IX.	0·31	1·25	1. IX.	0·23	1·60
9. IX.	0·21	1·3	29. IX.–1. X.	0·29	1·1	15. VII.	0·30	2·70
21. IX.	0·21	1·2	21.–22. VII.	0·31	1·4	20. VIII.	0·22	1·70
23. IX.	0·22	—	—	—	—	27. VIII.	0·23	1·60

der Oberflächenentwicklung der gerade untersuchten Art, bzw. innerhalb ein und derselben Art von der Oberflächenentwicklung der gerade gewählten Blätter beeinflußt sein könnte. Tatsächlich ist unter den von mir näher untersuchten Arten die Oberflächenentwicklung bei *Ranunculus glacialis*, der am stärksten assimilierte, am kleinsten; innerhalb ein und derselben Art wieder bei jenen Blättern, die am meisten CO_2 aufnahmen (Tabelle 3). So bei *Ranunculus glacialis* am 7. VIII. 1937, an dem die Blätter pro Flächeneinheit extrem stark arbeiteten. Bei *Sieversia reptans* wiesen die Blätter, die am 28. VII. 1937 etwas lebhafter assimilierten, eine besonders geringe Oberflächenentwicklung auf. Bei *Doronicum Clusii* fällt der 15. VII. 1938 aus der Reihe: Die damals verwendeten Blätter, deren Assimilationskurve sich etwas dem Schattentyp nähert, haben bezeich-

nenderweise eine etwas größere Oberflächenentwicklung, wie dies für Schattenblätter charakteristisch ist. Maximal betrug die Frischgewichtsassimilation aller Schuttpflanzen rund 0·09 *mg/g min* (Tabelle 2). Zum Vergleich mit anderen Arten stehen nur wenige Werte zur Verfügung, da bis jetzt nur einige Autoren die Assimilation auf die Frischgewichtseinheit bezogen haben. Bei alpinen Ericaceenzwergsträuchern fand ich sie maximal zwischen 0·08 und 0·02 *mg/g min.* Die von Bosian (1933) untersuchten Sonnenpflanzen des Kaiserstuhls setzten nur ganz ausnahmsweise mehr als 0·03 *mg/g min*, im Extremfall 0·054 *mg/g min* um. Die Kohlensäureaufnahme der nicht sukkulenten Strand- und Dünenpflanzen reicht nach Beiler (1938) an die meiner Arten heran, während stärker sukkulente Halophyten nach Beiler (1938) und Neuwohner (1938) wesentlich weniger verarbeiten. Wir sehen, die Assimilation der hochalpinen Schuttpflanzen ist, auch wenn man sie auf das Frischgewicht bezieht, recht lebhaft.

Von einem anderen Gesichtspunkt aus ist das Trockengewicht als Bezugseinheit vorzuziehen. Es kann, soweit man nicht Arten, die Salze speichern, zum Vergleich heranzieht, als notdürftiger Ersatz für den Kohlenstoffgehalt gelten, dessen Bestimmung einige Mühe erfordert. Die Bedeutung des Kohlenstoffes braucht nicht weiter betont zu werden, dient doch die Assimilation zu seinem Erwerb. Auch auf die Trockensubstanz bezogen, setzen die drei Arten der Schuttflur im Extremfall ungefähr gleich viel Kohlendioxyd um. Innerhalb ein und derselben Art wechselt aber der Quotient Oberfläche/Trockengewicht so stark, daß die Trockengewichtsassimilation der pro Flächeneinheit träge arbeitenden Blätter wesentlich lebhafter sein kann, wie die der anderen. Die Lichtkurven stimmen besonders bei *Doronicum Clusii* bei weitem nicht so gut überein, wie wenn man die CO_2-Aufnahme auf die Flächeneinheit bezieht. Maximal verarbeitete *Ranunculus glacialis* 0·5 *mg/g min*, *Sieversia reptans* 0·4 *mg/min*, *Doronicum Clusii* am 8. VIII. und 15. VII. 0·95 *mg/g min*, an den anderen Tagen 0·55 *mg/g min.* Als Vergleich mag gelten, daß nach Bosian (1933) *Teucrium chamaedrys* maximal 0·15 *mg/g min* assimiliert.

Der maximale Kohlendioxydumsatz der beiden Arten des Schneetälchens (Tabelle 2) bewegt sich, soweit man dies aus Fig. 11 und 12 entnehmen kann, in derselben Größenordnung wie bei den Schuttpflanzen, wenn man ihn auf die Oberfläche oder das Trockengewicht bezieht. Auf das Frischgewicht berechnet, assimiliert besonders *Salix herbacea* deutlich lebhafter wie jene.

V. Abschnitt.

Die Kohlenstoffausbeute.

Zur Ermittlung der während eines bestimmten Zeitraumes aufgenommenen Kohlendioxydmenge planimetrierte ich nach dem seit Kostytschew (1930) allgemein üblichen Verfahren die von der Assimilationskurve begrenzte Fläche. Im Gegensatz zu Kostytschew habe ich den im negativen Bereich liegenden Teil auch berücksichtigt. Es scheint mir nämlich, auch wenn man Kostytschew's Ansicht vertritt, daß die CO_2-Ausscheidung durch Freiwerden adsorbierten Kohlendioxyds zustande kommt, nicht angängig, negative Werte außer acht zu lassen. Dadurch müssen meines Erachtens zu große Tagessummen entstehen. Das adsorbierte und dann wieder ausgeschiedene Kohlendioxyd wird nämlich zwar als Einnahme gebucht, als Ausgabe aber vernachlässigt.

Die Tagessummen sind, wie zu erwarten, von Tag zu Tag recht verschieden. Hängt doch die Intensität der Assimilation sehr stark von den jeweiligen Außenbedingungen, vor allem vom Licht ab, das je nach Wetter und Jahreszeit sehr stark wechselt. Selbst beim Vergleich von wolkenlosen Tagen vom Beginn und Ende der Vegetationszeit muß man berücksichtigen, daß der Tag an ihrem Beginn um fünf Stunden, das ist beinahe um die Hälfte länger ist als an ihrem Ende. Noch stärker kann sich die Verkürzung des Tages an stark von Höhen überragten Stellen auswirken. Kommt es doch nicht selten vor, daß die Sonne, sobald ihr Stand im Herbst immer tiefer wird, schließlich dauernd unter einer Erhebung bleibt, die sie im Sommer überschreitet, so daß manche Standorte, die im Sommer reichlich Sonne erhalten, im Spätherbst und Winter dauernd im Schatten bleiben. Weniger von Belang als die Verkürzung des Tages scheint mir zu sein, daß das Licht im Herbst die maximale sommerliche Intensität nicht mehr erreicht, da der Unterschied zwischen Sommer- und Herbstmaximum für eine Steigerung der Assimilation kaum in Betracht kommt.

Die Bedeutung der Tageslänge wird durch den Einfluß der Bewölkung vollständig verwischt. Dichte Wolken dämpfen das Licht häufig so stark, daß mancher Hochsommertag wesentlich kürzer ist als viele Herbsttage. Auch tagsüber ist es häufig weniger hell als zur selben Jahreszeit im Herbst; kann es bei starker Bewölkung doch jederzeit so dunkel werden wie am späten Abend. So maß ich sogar Mitte Juli während eines anhaltenden Regens im schweren, dichten Nebel selbst um die Mittegszeit Lichtintensitäten unter 500 „Lux“, bei denen kaum mehr Assimilationsüberschüsse erzielt werden können. Bewölkung muß aber nicht immer die Helligkeit vermindern, sie kann sie auch steigern, solange die Sonne nicht zu stark verdeckt wird; denn durch helle Wolken wird das diffuse Licht stark vermehrt. Bei hohem Sonnenstand mag dies für die Assimilation belanglos, ja vielleicht sogar hemmend sein; ist dann doch Licht im Überfluß vorhanden. Nicht so am späten Abend und am frühen Morgen, besonders solange die Sonne am Standort nicht sichtbar ist. Zu dieser Tageszeit wird die Assimilation immer vom Licht begrenzt. Sie ist an wolkenlosen Tagen infolge des schwachen Lichtes immer sehr gering. Mit dem Erscheinen der Sonne nimmt sie meist ruckartig zu. Befinden sich helle Wolken am Himmel, so wird infolge der größeren Helligkeit schon vor dem Erscheinen der Sonne mitunter ganz beträchtlich assimiliert, der Anstieg ist allmählich. Im allgemeinen

ist aber die Helligkeit an bewölkten Tagen wenigstens an meinem Versuchsplatz, an dem sich die Wolken, sobald solche am Himmel erscheinen, immer wieder vor die Sonne schieben, wesentlich geringer als an wolkenlosen.

Um den Einfluß der verschiedenen Länge des Tages einigermaßen auszuschalten, gebe ich in Tabelle 4 neben der Ausbeute des ganzen Tages vor allem die Summe der Assimilation innerhalb ein und desselben Zeitraumes, und zwar zwischen 7^h und 18^h.[1] Ich wählte diese Zeitspanne, da während ihr die Assimilation auch im Herbst noch meist über dem Kompensationspunkt lag. Als rohe Anhaltspunkte für die Außenbedingungen mag der mitangeführte durchschnittliche Kohlendioxydgehalt der Luft sowie die Lichtsumme dienen. Diese Zahlen wurden ebenfalls durch Planimetrieren der entsprechenden Flächen gewonnen. Ihr Wert darf natürlich nicht zu hoch eingeschätzt werden, da es ja für die Assimilation nicht gleichgültig ist, ob z. B. während zweier Stunden eine Lichtsumme von 50.000 „Lux" dadurch zustande kommt, daß während beider Stunden die Helligkeit 25.000 „Lux" betrug, oder dadurch, daß während einer Stunde 200, während der anderen 49.800 „Lux" gemessen wurden.

In der Zeit zwischen 7 und 18^h assimilierten die Blätter von *Ranunculus glacialis*, wenn man von den stark herbstlichen absieht, an den verschiedenen Tagen 106 bis 309 *mg* CO_2 pro *dm*^{2} (Tabelle 4). Der Tagesgewinn nimmt im ganzen und großen mit der Lichtsumme zu. An den Tagen mit schwachem Licht wurde am wenigsten, am hellsten Tag, dem wolkenlosen, CO_2-reichen 7. VIII., am meisten Kohlendioxyd verarbeitet. Das Licht wurde jedoch, wie schon aus dem p. 125 Gesagten hervorgeht, an den mehr oder weniger trüben Tagen, an denen allerdings auch der Kohlendioxydgehalt der Luft recht hoch war, stärker ausgenützt wie an den vorwiegend heiteren. Der Kohlenstoffgewinn der herbstlichen Blätter ist wesentlich geringer als der der vollkräftigen.

Doronicum Clusii verarbeitete an den verschiedenen Tagen 100 bis 155 *mg* CO_2 pro *dm*^{2}. Die Lichtsummen liegen beinahe im gleichen Bereich wie bei *Ranunculus glacialis*. Der tägliche Stoffgewinn war im Gegensatz zu diesem bei einer mittleren Helligkeit am größten. An den zwei hellsten, beinahe wolkenlosen Tagen wurde etwas weniger Kohlendioxyd verarbeitet.

Ähnlich verhält sich *Sieversia reptans*; nur fehlen hier Tage mit geringer Helligkeit und damit der aufsteigende Ast der Kurve. Im ganzen gegebenen Helligkeitsbereich nimmt die Assimilation

[1] Wurden an einem Tag die Assimilationsbestimmungen später begonnen oder früher abgebrochen, so ergänzte ich die Kurvenstärke unter Berücksichtigung der Helligkeit.

Tabelle 4.

CO_2-Ausbeute in der Zeit vom Morgen bis zum Abend in *mg* CO_2 pro dm^2 (Ausb., Mo.-Ab.). CO_2-Ausbeute (Ausb., fettgedruckte Zahlen), Lichtsumme (*L*, schräg gedruckte Zahlen) und durchschnittlicher Kohlensäuregehalt der Luft (CO_2, *mg/l*) zwischen 7^h und 18^h. Unter dem Strich: herbstliche Blätter.

Ranunculus glacialis					*Sieversia reptans*					*Doronicum Clusii*				
	Ausb. *mg/dm²*	Ausb. *mg/dm²*	*L*	CO_2 *mg/l*		Ausb. *mg/dm²*	Ausb. *mg/dm²*	*L*	CO_2 *mg/l*		Ausb. *mg/dm²*	Ausb. *mg/dm²*	*L*	CO_2 *mg/l*
	Mo.-Ab.	7^h—18^h				Mo.-Ab.	7^h—18^h				Mo.-Ab.	7^h—18^h		
23. IX.	108	**106**	*160*	0·389	—	—	—	—	—	9. VII.	110	**100**	*208*	0·383
9. IX.	162	**159**	*240*	0·395	—	—	—	—	—	1. IX.	118	**115**	*220*	0·390
16. VII.	220	**200**	*260*	0·390	28. VII.	174	**167**	*376*	0·377	2. IX.	156	**155**	*280*	0·379
18. VII.	175	**155**	*444*	0·375	22. VII.	170	**156**	*392*	0·386	—	—	—	—	—
19. VII.	216	**198**	*476*	0·377	22. VII.	170	**155**	*414*	0·387	—	—	—	—	—
23. VII.	192	**185**	*508*	0·375	7. IX.	118	**117**	*432*	0·383	20. VIII.	129	**127**	*500*	0·371
14. VII.	270	**235**	*520*	0·378	21. VII.	140	**120**	*474*	0·383	—	—	—	—	—
7. VIII.	*a* 255 *b* 330	**243** **309**	*712*	0·385	29. VII.	116	**100**	*580*	0·371	8. VIII.	128	**119**	*630*	0·395
22. IX.	6	**6**	*250*	0·376	1. X.	49	**49**	*170*	0·393	—	—	—	—	—
21. IX.	80	**80**	*290*	0·372	17. IX.	14	**14**	*200*	0·384	—	—	—	—	—

mit zunehmendem Lichte ab. An den drei ersten Versuchstagen der Tabelle stimmen die CO_2-Gewinne ungefähr überein. An den Tagen mit größeren Lichtintensitäten wurde weniger Kohlendioxyd verarbeitet, am wenigsten am beinahe wolkenlosen 29. VII. Die Gewinne der beiden Spätherbsttage sind sehr gering. Als Ursache kommen hier neben dem Alter der Blätter, das schon bei der geringen Assimilation des 7. IX. mitgespielt haben mag, vor allem Hemmung der Wasseraufnahme aus dem gefrorenen Boden und damit Spaltenschluß in Betracht. Auf Spaltenschluß dürfte auch, wie schon erwähnt, die Abnahme der Tagesausbeute

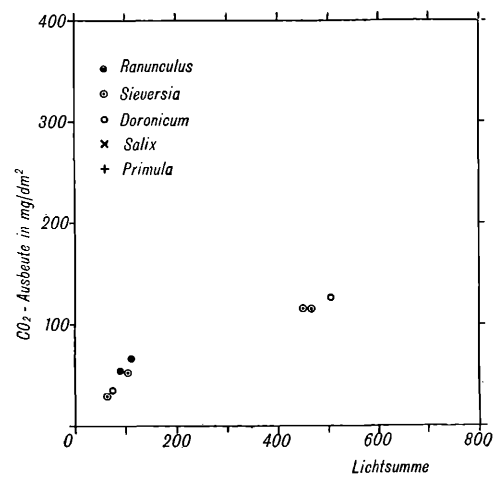


Fig. 19. Ausbeute der Assimilation (in *mg* CO_2/dm^2) in Abhängigkeit von der Lichtsumme dargestellt.

an klaren, heißen Sommertagen zurückzuführen sein. Daneben kommen aber wie auch bei *Doronicum Clusii* noch andere, nicht näher faßbare Ursachen in Frage.

In Tabelle 4 sind die Tagessummen so geordnet, daß Tage mit annähernd gleichen Lichtsummen auf gleicher Höhe stehen. Es ist leicht zu ersehen, daß bei nicht zu starkem Licht, solange die Assimilation aller drei Arten mit dem Licht ansteigt, ihr Stoffgewinn bei gleicher Helligkeit ungefähr gleich ist; höchstens daß *Ranunculus glacialis* um eine Kleinigkeit energischer arbeitet. Dasselbe ergibt Fig. 19. In ihr sind die Ausbeuten aller sommerlichen Versuchstage — bei den geringsten Werten handelt es sich um Bruchteile eines Tages — zusammengestellt, ohne sie auf gleiche Zeit zu bringen. Die Lichtabhängigkeit der Tages-

ausbeute kommt sehr klar zum Ausdruck. Ebenso die Überlegenheit von *Ranunculus glacialis* im starken Licht. Diese Überlegenheit verschwindet zum Teil, wenn man die Assimilation statt auf die Oberfläche auf das Trockengewicht bezieht (Fig. 20). *Ranunculus glacialis* und *Doronicum Clusii* assimilieren dann nahezu gleich. Ihre Ausbeute steigt bis zu den höchsten Lichtsummen an. *Sieversia reptans*, die pro *g* Trockengewicht etwas weniger Kohlendioxyd als die beiden anderen Arten verarbeitet, hat nur an einem Tag, den schon oft erwähnten 29. VII., versagt. Die Darstellung erinnert etwas an die von Filzer (1939) wieder-

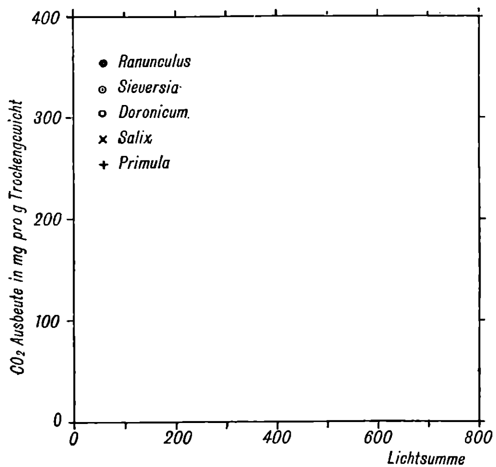


Fig. 20. Ausbeute der Assimilation (in *mg* CO_2/g Trockengewicht) in Abhängigkeit von der Lichtsumme dargestellt.

gegebenen Kurven der jährlichen Trockensubstanzproduktion in Abhängigkeit vom Licht.

Die Ausbeute der beiden Bewohner des Schneetälchens ist an den beiden Versuchstagen ungefähr gleich groß wie jene der Schuttpflanzen beim selben Lichtgenuß.

Wie aus Fig. 20 zu ersehen ist, können wir die tägliche Kohlendioxydaufnahme während des Sommers im Tagesdurchschnitt bei *Ranunculus glacialis* und *Doronicum Clusii* mit mindestens, bei *Sieversia reptans* mit nahezu 150 *mg* CO_2 pro *g* Trockengewicht veranschlagen. Das entspricht einem Kohlenstoffgewinn von rund 40 *mg*. Nehmen wir den Kohlenstoffgehalt der Pflanzen mit rund 50% der Trockensubstanz an (Sierp, 1939), so ergibt sich, daß pro *g* Kohlenstoff täglich 80 *mg* dazugewonnen werden.

Das Blatt erarbeitet also in 15 Sommertagen, das ist in weniger als einem Fünftel der Vegetationszeit, den in ihm enthaltenen Kohlenstoff; dabei sind bereits 10% des Assimilationsgewinns als nächtliche Atmung in Rechnung gestellt. Da das Trockengewicht der Blütenstiele, Blüten und Früchte sowie das der vegetativen oberirdischen Sprosse jenes der Blätter bei weitem nicht erreicht, so steht fest, daß die Pflanzen höchstens einen schneefreien und nicht zu kalten Monat benötigen, um den Kohlenstoff für ihre oberirdischen Teile zu erarbeiten. Das Trockengewicht des jährlichen unterirdischen Zuwachses ist nicht bestimmt worden; es kann aber wohl als geringer angenommen werden wie das der Blätter und oberirdischen Sprosse. Der Kohlenstoffgewinn reicht hiemit trotz der kurzen Vegetationszeit reichlich zur Bildung der gesamten organischen Substanz, so daß Mangel an Assimilaten auf keinen Fall als begrenzender Faktor für die Entwicklung der untersuchten Arten am Standort in Betracht kommen kann. Es liegt daher auch kein Grund vor, anzunehmen, daß die im Bodenwasser gelöste Kohlensäure für die Ernährung irgendeine nennenswerte Rolle spielt — ein Möglichkeit, auf die erst kürzlich Härtel (1938) wieder hingewiesen hat (vgl. aber Huber, 1939).

VI. Abschnitt.

Zusammenfassung.

In der Umgebung der 2600 *m* hoch gelegenen Glungezerhütte (Fig. 1) bei Innsbruck wurde während zweier Vegetationsperioden in zahlreichen Tagesgängen die Assimilation von *Ranunculus glacialis*, *Sieversia reptans* und *Doronicum Clusii*, dreier Bewohner der feuchten Silikatschuttflur, verfolgt (Fig. 4 bis 10). Von *Primula glutinosa* und *Salix herbacea*, Pflanzen des sauren Schneetälchens, liegen Stichproben vor (Fig. 11 und 12).

Ebenso von der Transpiration (Fig. 2 und 3). An einem heißen, wolkenlosen Sommertage drosselten alle drei Arten der Schuttflur, die allein untersucht wurden, bei Sättigungsdefiziten zwischen 9 und 13% ihre Wasserabgabe. Am frühesten *Sieversia reptans*, die an einem zweiten, zeitweise schattigen Versuchstag allein stärker einschränkte. Bei ihr wird demnach nach längerer Besonnung am ehesten mit Spaltenschluß zu rechnen sein. Der Wasserverbrauch des wolkenlosen Tages (Tabelle 1) liegt im mittleren Bereich der von anderen Standorten bekannten Größen. Er wurde am zeitweisen trüben Tag nicht erreicht.

Die Assimilation wird im Sommer vor allem durch das Licht gesteuert. Stellt man sie in Abhängigkeit von diesem dar,

so lassen sich aus den schon infolge der weiten Fehlergrenze stark streuenden Einzelwerten deutliche Lichtkurven herausschälen (Fig. 13, 14, 16, 18). Diese fallen bei *Sieversia reptans* und *Doronicum Clusii* nahezu vollkommen zusammen, bei *Ranunculus glacialis* bis zu einer Lichtintensität von etwa 20.000 „Lux". Sie haben ausgesprochenen Sonnenpflanzencharakter. Im starken Licht ist die CO_2-Aufnahme mitunter weit geringer, als nach dem zur Verfügung stehenden Licht zu erwarten wäre. Dies kann zum Teil auf Spaltenschluß zurückgeführt werden, daneben sind aber auch andere nicht näher analysierte Faktoren anzunehmen.

Kohlendioxydkonzentration der Luft (durchschnittlich 0·38 *mg/l*) und Temperatur sind als begrenzende Faktoren von wesentlich geringerer Bedeutung. Die Blätter beginnen schon bei Temperaturen unter 0° zu arbeiten. Bei gefrorenem Boden ist aber, da Wassernachschub unmöglich ist, die Assimilation gehemmt, so daß der Kohlenstoffgewinn bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt im allgemeinen belanglos bleibt. Schneebedeckung schädigt, auch wenn sie länger dauert, die Pflanzen nicht, sie assimilieren knapp nach dem ausapern normal.

Die Assimilation ist sehr lebhaft, ob man sie auf Oberfläche, Frischgewicht oder Trockengewicht berechnet (Tabelle 2). Auch der tägliche Kohlensäureumsatz ist während des Sommers sehr groß (Tabelle 4). Er hängt so deutlich vom Lichte ab, daß man aus der Lichtsumme des Tages mit großer Wahrscheinlichkeit annähernd auf den erarbeiteten Kohlenstoff schließen kann (Fig. 19 und 20). Der größte Gewinn wird bei *Ranunculus glacialis* an wolkenlosen, bei *Doronicum Clusii* an heiteren bis wolkenlosen, bei *Sieversia reptans* wahrscheinlich an etwas trüben bis heiteren Tagen erzielt.

Im Herbst bleiben CO_2-Aufnahme und Kohlenstoffausbeute zum Teil wegen des häufig gefrorenen Bodens, zum Teil infolge beginnenden Vergilbens der Blätter, besonders im starken Licht unter der sommerlichen Intensität (Fig. 15 und 17; Tabelle 4).

Die Kohlenstoffausbeute im Laufe der kurzen, nur rund drei Monate dauernden Vegetationsperiode ist so gewaltig, daß sie für den Bedarf vollkommen ausreicht, also keineswegs als begrenzend für den Pflanzenwuchs am hochalpinen Standort angesehen werden kann.

Die Arbeit wurde von der Akademie der Wissenschaften in Wien (Czermak-Stiftung) sowie vom Deutschen Alpenverein durch Gewährung von Geldbeihilfen unterstützt, wofür ich hier meinen besten Dank ausspreche. Auch meinem Chef, Herrn Prof. Dr. A.

Sperlich, bin ich für sein stetes Entgegenkommen sowie die Zurverfügungstellung aller Mittel des Institutes zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität, im Dezember 1939.

Schrifttum.

Beiler, A., 1938, Untersuchungen über die Kohlensäureassimilation der Strand- und Dünenpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., *87*.

— und Schratz, E., 1937, Zur Methodik der CO_2-Bestimmung auf konduktometrischem Wege. Jahrb. f. wiss. Bot., *85*.

Berger-Landefeldt, U., 1936, Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen. Bibliotheca Botanica, *115*.

Bosian, G., 1933, Assimilations- und Transpirationsbestimmungen an Pflanzen des Zentralkaiserstuhls. Zeitschr. f. Bot., *26*.

Cartellieri, E., 1935, Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von *Pinus cembra*. Jahrb. f. wiss. Bot., *82*.

Daxer, H., 1934, Über die Assimilationsökologie der Waldbodenflora. Jahrb. f. wiss. Bot., *80*.

Drautz, R., 1935, Über die Wirkung äußerer und innerer Faktoren bei der Kohlensäureassimilation. Jahrb. f. wiss. Bot., *82*.

Filzer, P., 1938, Das Mikroklima von Bestandesrändern und Baumkronen und seine physiologischen Rückwirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot., *86*.

— 1939, Lichtintensität und Trockensubstanzproduktion in Pflanzengesellschaften. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., *57*.

Gabrielsen, E. K., und Larsen, P., 1935, Über den Kohlenstoffhaushalt der terrestrischen Halophyten. Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Medd., *11*.

Geßner, F., 1938, Die Beziehungen zwischen Lichtintensität und Assimilation bei submersen Wasserpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., *86*.

Guttenberg, H. v., und Buhr, H., 1935, Studien über die Assimilation und Atmung mediterraner Macchia-Pflanzen während der Regen- und Trockenzeit. Planta, *24*.

Harder, R., Filzer, P., und Lorenz, A., 1931, Über Versuche zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation immergrüner Wüstenpflanzen während der Trockenzeit in Beni Unif (algerische Sahara). Jahrb. f. wiss. Bot., *75*.

Härtel, O., 1936, Pflanzenökologische Untersuchungen an einem xerothermen Standort bei Wien. Jahrb. f. wiss. Bot., *83*.

— 1938, Die Bedeutung der Bodenkohlensäure für die grüne Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., *87*.

Hartenburg, W., 1937, Der Wasser- und Kohlensäurehaushalt tropischer Regenwaldpflanzen in sommerlicher Gewächshauskultur. Jahrb. f. wiss. Bot., *85*.

Henrici, M., 1918, Chlorophyllgehalt und CO_2-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Verh. d. naturf. Ges. Basel, *29*.

— 1921, Zweigipflige Assimilationskurven. Ebenda, *32*.

Holdheide, W., Huber, B., und Stocker, O., 1936, Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Assimilationsgröße von Landpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., *54*.

Huber, B., 1939, Referat über Härtel, 1938, Zeitschr. f. Bot., *35*.

Kostytschew, S., und Berg, V., 1930, Der Tagesverlauf der Photosynthese in Transkaukasien, Planta, *11*.

— und Kardo-Syssoiewa, H., 1930, Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese in Zentralasien. Planta, *11*.

— Tschesnokov, W., und Bazyrina, K., 1930, Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese an der Küste des Eismeeres. Planta, *11*.

Lundegardh, H., 1928, Kulturväxternas Kohlhydratbildning. Centralanst. för försöksväsendet pa jordbruksomradet Meddel., Nr. 331.

— 1930, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Fischer, Jena.

Mönch, J., 1937, Untersuchungen über die Kohlensäurebilanz von Alpenpflanzen am natürlichen Standort. Jahrb. f. wiss. Bot., *85*.

Müller-Stoll, W. R., 1935, Ökologische Untersuchungen an Xerothermpflanzen des Kraichgaus. Zeitschr. f. Bot., *29*.

Neuwohner, W., 1938, Der tägliche Verlauf der Assimilation und Atmung bei einigen Halophyten. Planta, *28*.

Pisek, A., und Cartellieri, E., 1931, Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. I. Sonnenpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., *75*.

— — 1932, Desgleichen. II. Schattenpflanzen. Ebenda, *75*.

— — 1933, Desgleichen. III. Alpine Zwergsträucher. Ebenda, *79*.

— — 1939, Desgleichen. IV. Bäume und Sträucher. Ebenda, *88*.

Schanderl, H., 1930, Ökologische und physiologische Untersuchungen an der Wellen- und Muschelkalkflora des Maintales zwischen Würzburg und Gambach. Planta, *10*.

Schoder, A., 1932, Über die Beziehungen des Tagesganges der Kohlensäureassimilation von Freilandpflanzen zu den Außenfaktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., *76*.

Sierp, H., 1939, Physiologie in Lehrb. d. Bot. f. Hochschulen, 20. Aufl. Fischer, Jena.

Stocker, O., 1935, Assimilation und Atmung westjavanischer Tropenbäume. Planta, *24*.

— 1937, Über Beziehungen zwischen Wasser- und Assimilationshaushalt. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., *55*.

— Rehm, S., und Paetzold, I., 1938, Beiträge zur Methodik der kurzfristigen Assimilationsmessung. Jahrb. f. wiss. Bot., *86*.

Volk, O. H., 1934, Ein neuer für botanische Zwecke geeigneter Lichtmesser. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., *52*.

Walter, H., 1939, Ökologische Pflanzengeographie. Fortschr. d. Bot., *8*.

— und Steiner, M., 1936, Die Ökologie der Ost-Afrikanischen Mangroven. Zeitschr. f. Bot., *30*.
